

تأثیر تنش کم آبی، ازدیاد دیاکسید کربن و اشعه ماورای بنفس بر صفات کیفی برگ پرچم گندم دوروم (*Triticum turgidum L. var. durum Desf.*)

حمیدرضا بلوچی^۱، سید علی محمد مدرس ثانوی^{*}^۱، یحیی امام^۲ و محسن بروزگر^۳

(تاریخ دریافت: ۸۶/۴/۱۹؛ تاریخ پذیرش: ۸۶/۹/۲۷)

چکیده

خشکی، تابش ماورای بنفس و افزایش غلظت دیاکسید کربن، سه تنش عمده محیطی هستند که آینده غذایی بشر را تحت تأثیر قرار خواهد داد. این پژوهش در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس تهران در سال ۱۳۸۵، به منظور بررسی صفات کیفی برگ پرچم گندم دوروم تحت تأثیر سطوح مختلف دیاکسید کربن (۴۰۰ و ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا)، اشعه ماورای بنفس (C) و UV-A، B، C) و کمبود آب آبیاری (به میزان ۶۰٪ ظرفیت مزرعه) اجرا گردید. نتایج نشان داد که با افزایش شدت اشعه ماورای بنفس میزان رنگدانه‌های آنتوسبیانین، فلاونوئیدها و کاروتونوئیدها برگ گندم دوروم افزایش یافت. اما با افزایش غلظت گاز دیاکسید کربن و کمبود آب میزان آنها به طور معنی داری کاهش یافت. در این مطالعه اثر متقابل دیاکسید کربن و مقدار آب آبیاری بر میزان آنتوسبیانین و کربوهیدرات‌ها معنی دار نبود. هم‌چنین اثر متقابل بین سه عامل مورد آزمایش بر مقادیر آنتوسبیانین، کاروتونوئیدها و کلروفیل a و b معنی دار نشد. میزان پروتئین‌های برگ با تنش کم آبی کاهش یافت. هم‌چنین با افزایش شدت تشعشع ماورای بنفس و غلظت دیاکسید کربن در شرایط تنش آبی میزان پروتئین‌های محلول برگ گندم دوروم کاهش نشان داد. با توجه به نتایج فوق می‌توان گفت که رویداد سه تنش عمده محیطی در آینده با کاهش تولید رنگیزه‌های برگ و کاهش حفاظت گیاه در برابر اثرات منفی این تنش‌ها همراه با کاهش پروتئین‌های محلول برگ منجر به کاهش عملکرد کمی و کیفی رقم گندم مورد بررسی خواهد شد.

واژه‌های کلیدی: اشعه ماورای بنفس، دیاکسید کربن، تنش خشکی، صفات کیفی، گندم دوروم

مقدمه

اسپاگتی و رشت‌های است (۲۷). کمبود آب سبب آسیب به رنگدانه‌ها و پلاستیدها می‌گردد. کاهش محتوای کلروفیل نیز تحت تنش گزارش شده است (۱۴).

محققان پیش‌بینی می‌کنند که غلظت CO_2 جواز ۳۷۰ به ۵۵۰ میکرومول بر مول هوا تا اواسط قرن حاضر افزایش پیدا

تنش آبی و گرما شاید مهم‌ترین تنش‌هایی باشند که کشاورزان در نواحی مرکزی و غربی ایران با آنها رو به رو هستند. دانه گندم دوروم دارای ویژگی‌های منحصر به فردی برای تهیه سمولینا و در نهایت محصولات پاستا، شامل انواع ماکارونی،

۱. به ترتیب دانشجوی سابق دکتری و دانشیار زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران
 ۲. استاد زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز
 ۳. دانشیار صنایع غذایی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران
- *: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: modaresa@modares.ac.ir

تیمار شده با UV تمایل به ظرفیت مخزن کمتر دارند، کاهش های مشاهده شده در مجموع نشاسته و قندهای محلول دلالت دارد بر این که پاسخ های اصلی توسط میزان فتوستز کمتر تغییر یافته است (۱۶).

اینژورث و همکاران گزارش کردند که افزایش CO_2 محتوای کربوهیدرات های محلول را تا ۲۰ درصد، محتوای نشاسته را تا ۱۲۰ درصد و محتوای کربوهیدرات های غیر محلول را تا ۵۸ درصد به طور معنی داری افزایش داده است (۶). محققان با آزمایش روی گندم بهاره تحت تنش خشکی و تغییرات غلظت CO_2 دریافتند که افزایش CO_2 سبب افزایش سرعت تجزیه کلروفیل a می گردد (۳۸). مطالعات کمی روی اثر متقابل بین CO_2 و UV انجام شده است. نتایج این مطالعات خیلی متغیر می باشد: اثر متقابل مثبت و منفی و یا بدون اثر متقابل توصیف شده است (۳۵). اما هنوز مشخص نشده که در چه سطحی این اثرات متقابل اتفاق می افتد. در دیگر آزمایش ها نشان داده شده است که پاسخ نسبی گیاه گندم به افزایش CO_2 جو همراه با تیمار تنش خشکی نسبت به کترول بیشتر می باشد (۳۸).

هدف از این تحقیق، بررسی اثرهای افزایش CO_2 ، تنش آبی و اشعه ماورای بنفش روی گیاهان زراعی می باشد که ممکن است تحت تأثیر این عوامل عملکردشان کاهش یابد. گندم از آن جهت انتخاب شده که مهم ترین گیاه زراعی دنیاست (۱). از آنجا که تا کنون در ایران و جهان هیچ تحقیقی بر روی اثر متقابل توأم سه تنش محیطی عمده (خشکی، UV و CO_2) که آینده غذایی بشر را تحت تأثیر قرار می دهند در محیط مزرعه انجام نشده است، تحقیق روی این موضوع بسیار ضروری به نظر می رسد.

مواد و روش ها

آزمایش در گلخانه ای تحقیقاتی واقع در دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس تهران در شرایط کترول شده دما (20°C - 25°C) روز و شب) و رطوبت (۲۰%-۲۵%) با موقعیت

کند (۶). اثر CO_2 افزایش یافته بر فتوستز در اکوسیستم های خشک یعنی جاهایی که اثرات تنش آب غالب می باشد، اهمیت کمتری دارد (۲۵).

تخربی ازون استراتوسفر باعث افزایش اشعه ماورا بنفش در سطح زمین شده است (۳۶). کاهش فتوستز توسط اشعه UV به طور عمده در نتیجه تنظیم کاهشی ژن های فتوستزی، بازدارندگی آنزیم های فتوستزی، کاهش میزان انتقال الکترون، و خسارت به فتوسیستم II می باشد (۱۶). محل های هدف UV در گیاهان شامل پروتئین ها، غشاء های زیستی، رنگدانه های فتوستزی، فتوسیستم های نوری، هورمون های گیاهی و DNA می باشد (۳۳). در گونه های گیاهی در پاسخ به UV پارامتری مانند رنگدانه های فتوستزی کاهش یافته و میزان ترکیبات جذب کننده UV به طور چشمگیری افزایش می یابد (۲۳).

سی و سه مرده و همکاران گزارش کردند که اعمال تنش خشکی غلظت کلروفیل a را به طور متوسط در حدود ۳۵٪ و کلروفیل b را ۳۸٪ کاهش داد (۲). اشرف و همکاران نیز گزارش کردند که تنش خشکی غلظت کلروفیل b را بیشتر از کلروفیل a کاهش می دهد که باعث افزایش نسبت کلروفیل a/b می شود (۱۰).

ناگوئیس و بیکر گزارش کردند که تیمار UV محتوای فلاونوئیدها و آنتوسبیانین برگ گیاهان مدیترانه ای را افزایش معنی داری داد (۳۰). کریا و همکاران گزارش کردند که اشعه UV فعالیت رابیسکو و PEP کربوکسیلاز را کاهش داد که ممکن است به خاطر تجزیه پروتئین یا غیر فعال شدن آنزیم باشد (۱۶). آنها هم چنین گزارش کردند که کلروفیل کل (به سبب کاهش کلروفیل a و b)، مجموع کاروتینوئیدها، پروتئین های محلول، قندهای محلول، نشاسته و ترکیبات جذب کننده UV در گیاهان رشد یافته در UV بالا کمتر بود (۱۳ و ۱۶). به هر حال، این کاهش ممکن است مکانیسمی جهت جلوگیری از جذب انرژی زیادی باشد. تجمع کربوهیدرات ها در برگ ها در طول فتوستز یک پدیده معمولی است که می تواند با کاهش نیاز مخزن افزایش یابد. از آنجا که گیاهان

لامپ استفاده نشد، در اصل این تیمار، تیمار شاهد می باشد زیرا این طول موج به طور طبیعی در طبیعت وجود دارد و توسط لایه ازون جذب نمی گردد. لامپ ها در ۵۰ سانتی متری بالای بوته ها قرار گرفته و با افزایش ارتفاع بوته ها ارتفاع ۵۰ سانتی متر تا بوته ها حفظ شد.

هم زمان با اعمال تنفس خشکی و UV، میزان غلظت گاز CO_2 نیز به میزان ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا افزایش یافت. برای اعمال تیمار CO_2 روی کرت های مزبور یک چهارچوب قرار داده و با پلاستیک دور آن پوشانده شد سپس با گاز CO_2 به کمک حسگر الکترونیکی (ساخت کارخانه Testo آلمان) غلظت درون هر کرت به میزان های مورد نظر رسید. به منظور ایجاد شرایط یکسان برای تمام کرت ها از چهارچوب و پلاستیک استفاده شد. بعد از اعمال تیمارها، از برگ های پرچم هر کرت به طور تصادفی ۱۰ نمونه گرفته و جهت عصاره گیری و اندازه گیری صفات زیر در ازت مایع منجمد شده و به آزمایشگاه منتقل گردید.

کربوهیدرات های محلول به عنوان ترکیبات اسمزی آلی در واکنش میان مدت به تنفس با استفاده از روش دوبیوس مورد اندازه گیری شد (۱۸). غلظت کربوهیدرات های محلول عصاره برگ به وسیله اسپکترو فتو متر (مدل UV-S 2100 Scinco) در طول موج ۴۹۰ نانومتر و با توجه به منحنی استاندارد حاصل از غلظت های (صفر تا ۳۰ میکرو گرم در میلی لیتر) گلوکز تعیین گردید (۱۸).

غلظت کلروفیل به عنوان یک واکنش کوتاه مدت به تنفس و معیاری از توان حفظ قدرت منبع در شرایط تنفس مورد بررسی قرار گرفت. کلروفیل بر اساس روش آرنون با استفاده از استون ۸۰٪ استخراج شد و میزان جذب نور عصاره استخراج شده با استفاده از اسپکترو فتو متر UV-S مدل 2100 Scinco در طول موج های ۶۶۳ و ۶۴۶ و ۴۷۰ نانومتر قرائت گردید (۹). غلظت کلروفیل از طریق روابط موجود بر حسب میلی گرم کلروفیل a و b و $a+b$ و کاروتنوئید در هر گرم وزن تر محاسبه شد (۱۰ و ۲۶).

۵۱ درجه و ۸ دقیقه طول جغرافیایی و ۳۵ درجه و ۴۳ دقیقه عرض جغرافیایی و با ارتفاع ۱۲۱۵ متر از سطح دریا طی سال ۱۳۸۵ اجرا گردید. این تحقیق بر اساس آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی در ۳ تکرار انجام شد که دو سطح تنفس آبی (آبیاری معمولی یا عدم تنفس خشکی، آبیاری به میزان ۶۰٪ ظرفیت مزروعه) فاکتور اول، دو سطح غلظت گاز دی اکسید کربن (۴۰۰ (غلظت موجود در طبیعت) و ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا) فاکتور دوم و سه سطح اشعه فرابنفش (UV-A, B, C) فاکتور سوم را تشکیل می دادند.

بر اساس این طرح گندم دوروم رقم آریا که از ژرم پلاسم های بخش تحقیقات غلات موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه و نهال بذر کرج تهیه گردیده بود در کرت هایی با ابعاد ۲×۱ متر و در ۴ خط با فاصله خطوط ۲۰ سانتی متر با تراکم ۴۰۰ بوته در مترمربع، در تاریخ ۱۳۸۵/۱۲/۳۰ کشت شد. تیپ رشد گندم آریا بهاره بوده و ظرفیت تولید و عملکرد بالای داشته و زودرس می باشد. این رقم به خوابیدگی و ریزش دانه مقاوم و ظرفیت کودپذیری مطلوبی دارد. زمین گلخانه در سال قبل زیر کشت گیاه گلنگ بود. در طول دوره رشد کلیه عملیات وجین و کوددهی ۱۰۰ کیلو گرم در هکتار سوپرفسفات تریپل و ۱۰۰ کیلو گرم اوره در هکتار به صورت پیش کاشت) انجام گردید. آزمون خاک برای تعیین ظرفیت زراعی انجام شد (جدول ۱).

تمامی کرت های آزمایشی تا انتهای مرحله ساقه رفتن به طور یکسان و هم زمان آبیاری شدند. از ابتدای سنبله رفتن تا آخر گل دهی در حالی که تیمار شاهد در حد ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی (۰/۹۱۵ متر مکعب) آبیاری شد، تیمار تنفس خشکی با تغییر میزان آب آبیاری توسط کتور طوری تنظیم شد که رطوبت خاک به ۶۰ درصد ظرفیت زراعی برسد. در این دوره برای اعمال تیمار اشعه ماورای بنفش از لامپ های زیر با دوره های روزانه ۶۰ دقیقه ای (از ساعت ۱۳:۰۰ تا ۱۴:۰۰) با طول موج معین استفاده شد (UV-C Philips TUV 30W/G30T8; UV-B Philips 40W/12 UV-A Philips 40W/12).

جدول ۱. آزمون تجزیه خاک مورد آزمایش

عمق نمونه (سانتی‌متر)	بافت خاک	رس (%)	سیلت (%)	شن (%)	نوع بافت	درصد وزنی رطوبت	ظرفیت زراعی	نقطه پژمردگی دائم
۰-۲۰	۱۳	۱۹	۶۸	شنبی - لومی	۱۲/۶	۷/۰	۷/۰	
۲۰-۴۰					۱۴/۸	۸/۲		

میزان $176\text{ میلی مول در گرم وزن خشک برگ مشاهده گردید}$ (جدول ۳).

مقایسه میانگین‌های مقادیر فلاونوئیدها (در طول موج‌های جذبی 270 ، 300 و 330 نانومتر) و کاروتونوئیدهای برگ گندم دوروم نشان داد که بیشترین میزان فلاونوئیدها و کاروتونوئیدها در سطح تشعشع فرابخش B به ترتیب به میزان $84/13$ و $58/98$ میلی‌گرم $66/67$ عدد جذبی در گرم وزن خشک برگ و 474 میلی‌گرم C در گرم وزن تر برگ بود ولی کمترین آنها در سطح تشعشع D دیده شد (جدول ۳). می‌توان چنین نتیجه گرفت که با افزایش شدت اشعه ماوراء بنفش میزان رنگدانه‌های آنتوسیانین و فلاونوئیدها و کاروتونوئیدهای برگ گندم دوروم افزایش می‌یابد (جدول ۳).

ناگس و بیکر گزارش کردند که در گیاهان قرار گرفته در معرض تیمار UV محتوای فلاونوئیدها و آنتوسیانین افزایش معنی‌داری یافت (30). تجمع آنتوسیانین‌ها و دیگر ترکیبات جذب کننده UV، فلاونوئیدها و مجموع فنول‌ها، بعد از تشعشع UV در گیاهان گزارش شده است (23 و 28) که نتایج این پژوهش را مورد تأیید قرار می‌دهند. ترکیبات فوق ممکن است در برگ به عنوان غربال‌های خورشیدی عمل کنند و UV را قبل از آن که به اندام هدف حساس خود از قبیل کلروپلاست‌ها و دیگر اندامک‌ها برساند، جذب کنند. اما به نظر می‌آید این مواد ناکافی باشند چون UV منجر به کاهش محتوای کلروفیل برگ شده است (7). به هر حال، نقش این ترکیبات به طور کامل مشخص نشده و ممکن است شامل یک نقش دفاعی همانند جاروب کردن رادیکال‌ها باشد. در بسیاری از گونه‌های گیاهی مشخص شده که سنتز برخی از مشتق‌ات مسیر

برای تعیین غلظت پروتئین به روش برادرفورد و با توجه به غلظت نمونه‌های پروتئین شاهد حاصل از آلبومن سرم گاوی به وسیله دستگاه اسپکتروفوتومتر در طول موج 595 نانومتر تعیین شد. در نهایت مقادیر پروتئین به صورت غلظت بر حسب میکروگرم بر گرم وزن تر محاسبه گردید (۱۱).

برای سنجش فلاونوئیدها میزان جذب عصاره حاصل از برگ گیاه را توسط اسپکتروفوتومتر UV-S مدل 2100 Sinceo در طول موج‌های 270 ، 300 و 330 نانومتر خوانده و میزان فلاونوئیدها بر اساس جذب بر میلی‌گرم وزن تر بیان گردید (۲۳). برای اندازه‌گیری آنتوسیانین جذب این ماده در طول موج 550 نانومتر توسط اسپکتروفوتومتر UV-S مدل 2100 Sinceo خوانده شد. برای محاسبه غلظت آنتوسیانین‌ها از ضریب خاموشی معادل $M^{-1} cm^{-1} 33000$ استفاده گردید و غلظت آنتوسیانین بر اساس میلی‌مولار در گرم وزن تر بیان شد (۲۳). تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS انجام گرفت (۳۷). مقایسه میانگین داده‌ها نیز با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح 5% صورت گرفت (۴۴).

نتایج و بحث

تجزیه واریانس صفات کیفی نشان داد که تشعشع فرابخش بر میزان آنتوسیانین، فلاونوئید (طول موج‌های جذبی 270 و 300 و 330 نانومتر)، کلروفیل b، a+b، a و b، میزان کاروتونوئید و پروتئین‌های محلول برگ گندم اثر معنی‌داری ($P \leq 0.01$) دارد (جدول ۲). کمترین میزان آنتوسیانین در سطح تشعشع A به میزان $98\text{ میلی مول در گرم وزن خشک برگ و بیشترین مقدار آنتوسیانین مربوط به اشعه ماوراء بنفش در سطح B به$

جدول ۲. تجزیه واریانس صفات کفی برگ پرچم گندم در رونم تحت تنش کم آبی، ازدیاد دی اکسید کربن و تشعشع مادرای بنقش

ردیف	متغیر	آزادی	آنویسان	آنوفیسان	منابع تغییرات	
					کربوهیدرات‌های محلول برگ	نانو‌متر
فلاؤنولید						
۱۳۳	پرتوین	۰/۰۰۰۰۲ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۵ NS	۰/۰۰۰۰۹ NS	۰/۰۰۰۰۹ NS
۲۳۴۷۵/۵۱**	پرتوین	۰/۰۶۴۸**	۰/۰۵۶**	۰/۱۲۲۷**	۰/۰۸۵/۰۷*	۰/۱۲۷/۰۵**
۸۷۵/۴۷۲**	کاروتین	۰/۰۰۰۰۷ NS	۰/۰۵۷۱*	۰/۰۰۳۹**	۰/۰۳۷۴/۰۳۳**	۰/۰۳۴/۰۱۷**
۴۴۳۱۰/۷۲**	کاروتین	۰/۰۰۰۰۲ NS	۰/۰۱۴۴**	۰/۰۰۲۹۴**	۰/۰۳۲۲/۰۳۵**	۰/۰۳۳۲/۰۳۵**
۱۲۰/۷۹۷*	کاروتین	۰/۰۴۰۱**	۰/۰۱۰۷۱**	۰/۰۱۱۱**	۰/۰۱۵۱۸**	۰/۰۱۵۴ NS
۲۶۱۶۲۰۹**	کاروتین	۰/۰۴۸۸**	۰/۰۱۰۵۹**	۰/۰۱۰۵۹**	۰/۰۱۰۵۰**	۰/۰۱۰۵۰**
۳۷۰/۰۰۵۹**	کاروتین	۰/۰۲۹۰**	۰/۰۱۰۷۳*	۰/۰۱۰۷۳*	۰/۰۴۰۶**	۰/۰۴۰۶**
۱۲۸/۱۱۴*	کاروتین	۰/۰۰۰۰۶ NS	۰/۰۰۰۰۹ NS	۰/۰۰۰۰۳ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS
۳۴۲/۳۹	خشکی	۰/۰۰۰۰۸	۰/۰۱۲۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۴
۴/۰۱۲	خطای آراماپیش	۶/۹۰	۷/۹۱	۴/۲۳	۶/۵۷	۸/۸۴
کلروفیل a						
۱۳۳	پرتوین	۰/۰۰۰۰۲ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS
۲۳۴۷۵/۵۱**	پرتوین	۰/۰۶۴۸**	۰/۰۵۶**	۰/۱۲۲۷**	۰/۰۸۵/۰۷*	۰/۱۲۷/۰۵**
۸۷۵/۴۷۲**	کاروتین	۰/۰۰۰۰۷ NS	۰/۰۵۷۱*	۰/۰۰۳۹**	۰/۰۳۷۴/۰۳۳**	۰/۰۳۴/۰۱۷**
۴۴۳۱۰/۷۲**	کاروتین	۰/۰۰۰۰۲ NS	۰/۰۱۴۴**	۰/۰۰۲۹۴**	۰/۰۳۲۲/۰۳۵**	۰/۰۳۳۲/۰۳۵**
۱۲۰/۷۹۷*	کاروتین	۰/۰۴۰۱**	۰/۰۱۰۷۱**	۰/۰۱۱۱**	۰/۰۱۵۱۸**	۰/۰۱۵۴ NS
۲۶۱۶۲۰۹**	کاروتین	۰/۰۴۸۸**	۰/۰۱۰۵۹**	۰/۰۱۰۵۹**	۰/۰۱۰۵۰**	۰/۰۱۰۵۰**
۳۷۰/۰۰۵۹**	کاروتین	۰/۰۲۹۰**	۰/۰۱۰۷۳*	۰/۰۱۰۷۳*	۰/۰۴۰۶**	۰/۰۴۰۶**
۱۲۸/۱۱۴*	کاروتین	۰/۰۰۰۰۶ NS	۰/۰۰۰۰۹ NS	۰/۰۰۰۰۳ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS
۳۴۲/۳۹	خشکی	۰/۰۰۰۰۸	۰/۰۱۲۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۴
کلروفیل b						
۱۳۳	پرتوین	۰/۰۰۰۰۲ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS
۲۳۴۷۵/۵۱**	پرتوین	۰/۰۶۴۸**	۰/۰۵۶**	۰/۱۲۲۷**	۰/۰۸۵/۰۷*	۰/۱۲۷/۰۵**
۸۷۵/۴۷۲**	کاروتین	۰/۰۰۰۰۷ NS	۰/۰۵۷۱*	۰/۰۰۳۹**	۰/۰۳۷۴/۰۳۳**	۰/۰۳۴/۰۱۷**
۴۴۳۱۰/۷۲**	کاروتین	۰/۰۰۰۰۲ NS	۰/۰۱۴۴**	۰/۰۰۲۹۴**	۰/۰۳۲۲/۰۳۵**	۰/۰۳۳۲/۰۳۵**
۱۲۰/۷۹۷*	کاروتین	۰/۰۴۰۱**	۰/۰۱۰۷۱**	۰/۰۱۱۱**	۰/۰۱۵۱۸**	۰/۰۱۵۴ NS
۲۶۱۶۲۰۹**	کاروتین	۰/۰۴۸۸**	۰/۰۱۰۵۹**	۰/۰۱۰۵۹**	۰/۰۱۰۵۰**	۰/۰۱۰۵۰**
۳۷۰/۰۰۵۹**	کاروتین	۰/۰۲۹۰**	۰/۰۱۰۷۳*	۰/۰۱۰۷۳*	۰/۰۴۰۶**	۰/۰۴۰۶**
۱۲۸/۱۱۴*	کاروتین	۰/۰۰۰۰۶ NS	۰/۰۰۰۰۹ NS	۰/۰۰۰۰۳ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS
۳۴۲/۳۹	خشکی	۰/۰۰۰۰۸	۰/۰۱۲۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۴
a+b						
۱۳۳	پرتوین	۰/۰۰۰۰۲ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS
۲۳۴۷۵/۵۱**	پرتوین	۰/۰۶۴۸**	۰/۰۵۶**	۰/۱۲۲۷**	۰/۰۸۵/۰۷*	۰/۱۲۷/۰۵**
۸۷۵/۴۷۲**	کاروتین	۰/۰۰۰۰۷ NS	۰/۰۵۷۱*	۰/۰۰۳۹**	۰/۰۳۷۴/۰۳۳**	۰/۰۳۴/۰۱۷**
۴۴۳۱۰/۷۲**	کاروتین	۰/۰۰۰۰۲ NS	۰/۰۱۴۴**	۰/۰۰۲۹۴**	۰/۰۳۲۲/۰۳۵**	۰/۰۳۳۲/۰۳۵**
۱۲۰/۷۹۷*	کاروتین	۰/۰۴۰۱**	۰/۰۱۰۷۱**	۰/۰۱۱۱**	۰/۰۱۵۱۸**	۰/۰۱۵۴ NS
۲۶۱۶۲۰۹**	کاروتین	۰/۰۴۸۸**	۰/۰۱۰۵۹**	۰/۰۱۰۵۹**	۰/۰۱۰۵۰**	۰/۰۱۰۵۰**
۳۷۰/۰۰۵۹**	کاروتین	۰/۰۲۹۰**	۰/۰۱۰۷۳*	۰/۰۱۰۷۳*	۰/۰۴۰۶**	۰/۰۴۰۶**
۱۲۸/۱۱۴*	کاروتین	۰/۰۰۰۰۶ NS	۰/۰۰۰۰۹ NS	۰/۰۰۰۰۳ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS	۰/۰۰۰۰۴ NS
۳۴۲/۳۹	خشکی	۰/۰۰۰۰۸	۰/۰۱۲۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۴

ns ، * و ** : به ترتیب عدم وجود اختلاف معنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

جدول ۳: مقایسه میانگین بُرخی از صفات کیفی بُرگ پرچم گندم در رون نخت تأثیر تیمارهای کمبود آب، افزایش دیاکسیدکربن و اشعه ماورای پنهانشیر

اعداد با حروف مشابه در هر سه تون پیر اساس آزمون دانکن ($5\% \leq P$) اختلاف معنی داری ندارند.

برابر ۱/۲۹، ۰/۵۶۳ و ۱/۸۶ میلی گرم در گرم وزن تر برگ بود (جدول ۳).

نصیبی و همکاران گزارش کردند که کلروفیل a در تیمار UV-C کاهش چشمگیری نسبت به کترول نشان می دهد (۰/۳۰). کاهش میزان کلروفیل به دلیل ممانعت از سنتز آنها و یا تخریب پیش سازه های این رنگیزه ها اتفاق می افتد. همچنین گزارش شده که UV-B باعث فتوکسیژناسیون غیر آنزیمی کلروفیل می گردد (۵). مطالعات مختلف، الگوی پایداری از میزان کلروفیل در پاسخ به UV نمی دهد، برای مثال در سویا این میزان کاهش یافت، اما در ذرت، لوبيا، جو و تربچه افزایش یافت. بنابراین تغییر در این نسبت بر سازگاری دلالت ندارد، اما مشخص می کند گیاهانی که تنش دریافت کرده اند، پاسخ داده اند (۴۲).

مقادیر رنگدانه های آنتوسیانین، کربوهیدرات های محلول، فلاونوئیدها (در طول موج های ۲۷۰، ۳۰۰ و ۳۳۰ نانومتر) و کلروفیل a و b و پروتئین های محلول برگ گندم دوروم تحت اثر افزایشی غلظت دی اکسیدکربن در سطح ۱٪ و میزان کلروفیل a+b در سطح ۵٪ قرار گرفتند ولی افزایش غلظت دی اکسیدکربن بر میزان کاروتونوئیدهای برگ گندم دوروم اثر معنی داری نداشت (جدول ۲).

افزایش غلظت گاز دی اکسیدکربن از ۴۰۰ ppm به ۹۰۰ میزان رنگدانه های آنتوسیانین، فلاونوئیدها و کلروفیل a، b و a+b برگ گندم دوروم را به طوری معنی داری کاهش داد (جدول ۳). در تأیید نتایج فوق باید گفت که محققان با آزمایش روی گندم بهاره تحت تنش خشکی و تغییرات غلظت CO₂ دریافتند که افزایش CO₂ سبب افزایش سرعت تجزیه کلروفیل a می گردد (۳۸). سیچر و بونس همچنین کاهش محتوای کلروفیل را در برگ های گندم زمستانه رشد کرده در CO₂ بالا را گزارش کردند (۳۹).

کمبود آب آبیاری اثر معنی داری بر میزان فلاونوئیدها (طول موج های ۳۰۰ و ۳۳۰ نانومتر)، کربوهیدرات های محلول، کلروفیل a، b و a+b، کاروتونوئیدها و پروتئین های محلول برگ گندم دوروم نشان داد ولی این تنش بر مقدار آنتوسیانین برگ

فنیل پروپانوئید شامل فلاونوئیدها مثل فلاونها، فلاونولها و همچنین آنتوسیانین ها در پاسخ به UV تشویق می شود (۱۲) و چون این ترکیبات در واکوئل سلول های اپیدرمی تجمع می یابند و نور UV را به خوبی جذب می کنند، از نفوذ این اشعه به قسمت های حساس برگ مثل بافت های فتوستتری (پارانشیم نردبانی و حفره ای) جلوگیری می نمایند (۴۶). فلاونوئیدها ترکیبات مربوطه UV را به طور مطلوبی جذب می کنند، اما طیف های فعال فتوستتری را جذب نمی کنند (۱۵)، و اجازه می دهند که فتوستتر در زمانی که طول موج های UV به اپیدرم برخورد می کنند ادامه یابد. ارقامی که می توانند این ترکیبات را به سرعت مجمع سازند در برابر UV حفاظت بهتری دارند (۱۹). البته بعضی از فلاونوئیدها به صورت باند شده در دیواره سلولی یا کوتیکول وجود دارند و بعضی دیگر به صورت آزاد در واکوئل سلول های مزو فیلی قرار گرفته اند که این گروه آخر نقش جلوگیری از نفوذ اشعه UV را ندارند و دارای نقش آنتی اکسیدانی در این سلول ها می باشند و مانع گسترش سلول ها شده و کاهش سطح برگ را باعث می گردد (۱۲). همچنین محققان گزارش کرده اند که اشعه UV سنتز فلاونوئیدهای مختلف و دیگر ترکیبات پلی فنولیک همانند تانن ها و لیگنین ها را به عنوان محافظت در برابر اثرات مضر اشعه تحریک می کند (۲۲ و ۴۳). نصیبی و همکاران (۱۳۸۲) گزارش کردند که میزان کاروتونوئیدها در تیمارهای UV کاهش چندانی نیافته که بیانگر آنست که این رنگیزه ها در مقابل UV مقاوم ترند و نقش حفاظتی در برابر UV ایفا می کنند. در تیمار UV-B پژوهش جاری حتی افزایش ناچیزی در میزان کاروتونوئیدها مشاهده شد که نشان دهنده نقش آنها در برابر اشعه UV است.

نتایج آزمایش نشان داد که میزان کلروفیل a، b و a+b با افزایش شدت تشعشع فرابنفش از سطح A به C کاهش معنی داری یافت، به طوری که کمترین میزان کلروفیل a، b و a+b در سطح تشعشع C و به ترتیب به مقدار ۰/۷۸۵، ۰/۲۶۲ و ۱/۱۵ میلی گرم در گرم وزن تر برگ مشاهده شد و بیشترین میزان کلروفیل a، b و a+b در سطح تشعشع A و به ترتیب

این گاز تغییر معنی‌داری را در میزان کلروفیل a و a+b در سطوح تشبع B و C نشان نداد (جدول ۴). تغییر غلظت گاز دی‌اکسیدکربن از ۴۰۰ به ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا در سطح تشبع B میزان کلروفیل b برگ گندم دوروم را کاهش داد (جدول ۴). کمترین میزان کلروفیل b و کاروتونئید برگ گندم دوروم در شدت اشعه ماورای بنسن C و غلظت ۴۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن به ترتیب برابر ۰/۲۳۹ و ۰/۲۸۶ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ مشاهده شد (جدول ۴).

کریا و همکاران همچین گزارش کردند که کلروفیل کل (b) سبب کاهش کلروفیل a و b، مجموع کاروتونئیدها، پروتئین‌های محلول، قندهای محلول، نشاسته و ترکیبات جذب کننده UV در گیاهان رشد یافته در UV بالا کمتر بود (۱۳ و ۱۶). کاهش کاروتونئیدها ممکن است در کاهش غلظت کلروفیل نقش بازی کند، زیرا که کاروتونئیدها کلروفیل را از تخریب فتواسیداتیو حفاظت می‌کنند (۴۱). به هر حال، این کاهش ممکن است مکانیسمی جهت جلوگیری از جذب انرژی زیادی باشد. اشعه UV ممکن است ظرفیت فتوسترنی را در غلظت‌های بالای CO₂ کاهش دهد (۴۵).

در این مطالعه بیشترین میزان رنگدانه‌های جذب کننده تشبع فرابنفش (آنتوسیانین و فلاونوئیدها) در سطح تشبع B و غلظت ۴۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن بود. افزایش و کاهش شدت تشبع از سطح B مقادیر آنتوسیانین و فلاونوئیدها را به طور معنی‌داری نسبت به مقدار آنها در سطح تشبع B کاهش داد (جدول ۴). افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن تنها در سطح تشبع فرابنفش C تأثیر معنی‌داری بر مقدار فلاونوئیدهای برگ گندم دوروم داشت. در سایر سطوح تشبع تغییرات غلظت دی‌اکسیدکربن اثر معنی‌داری بر میزان فلاونوئیدها نداشت (جدول ۴).

اثر متقابل شدت‌های مختلف تشبع فرابنفش و تنش خشکی اثر معنی‌داری ($P \leq 0/01$) بر میزان آنتوسیانین، کلروفیل a، b و a+b و کاروتونئیدها و پروتئین‌های محلول برگ گندم دوروم معنی‌دار بود. این دو عامل هیچ‌گونه اثر متقابل معنی‌داری

اثر معنی‌داری نشان نداد (جدول ۲). کمبود آب منجر به کاهش معنی‌دار مقادیر فلاونوئیدها (طول موج‌های ۳۰۰ و ۳۳۰ نانومتر) و کلروفیل a، b و a+b و کاروتونئیدهای برگ گندم دوروم گردید (جدول ۳).

کمبود آب سبب آسیب به رنگدانه‌ها و پلاستیدها می‌گردد. کاهش محتوای کلروفیل نیز تحت تنش گزارش شده است (۴۲) و به نظر می‌رسد که این کاهش در کلروفیل b بیشتر است (۲۴). محققان همچنین دریافتند که تنش خشکی نیز باعث افزایش سرعت تجزیه کلروفیل a می‌شود (۳۸). سی‌وسه مرده و همکاران گزارش کردند که اعمال تنش خشکی غلظت کلروفیل a را به طور متوسط در حدود ۰/۳۵٪ و کلروفیل b را ۰/۳۸٪ کاهش داد (۲). هم‌بستگی مثبت بین غلظت CO₂ زیر روزنیه‌ای و غلظت کلروفیل b تحت تنش نشان می‌دهد که در ارقام دارای مقادیر بالاتر کلروفیل b فرآوری CO₂ بیشتر است. حفظ غلظت کلروفیل تحت تنش به ثبات فتوسترنی در این شرایط کمک می‌کند. پس از کلی بیان می‌دارد که دوام فتوسترنی و حفظ کلروفیل برگ تحت شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیک مقاومت به تنش است. به نظر می‌رسد که کاهش غلظت کلروفیل تحت تنش به واسطه اثر کلروفیل‌از، پراکسیداز و ترکیبات فنلی و در نتیجه تجزیه کلروفیل باشد (۴۰).

مقادیر فلاونوئیدها (طول موج‌های ۲۷۰ و ۳۰۰ نانومتر) و کلروفیل a، b و a+b و کاروتونئیدها و پروتئین‌ها و کربوهیدرات‌های محلول برگ گندم دوروم به طور معنی‌داری تحت تأثیر متقابل سطوح مختلف اشعه ماورای بنسن و افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن قرار گرفتند (جدول ۲). بیشترین مقادیر کلروفیل a، b و a+b و کاروتونوئیدهای برگ در سطح تشبع A و غلظت ۴۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن به ترتیب برابر ۱/۳۹، ۰/۹۹ و ۰/۵۰۶ و ۰/۵۹۹ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ می‌باشد (جدول ۴).

افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن در سطح تشبع فرابنفش A کاهش معنی‌داری را در مقدار کلروفیل b، a و a+b و کاروتونئیدهای برگ گندم دوروم نشان داد اما افزایش غلظت

جدول ۴. مقایسه میانگین برخی صفات کیفی برگ پرچم گندم دوروم تحت تأثیر متقابل تیمارهای افزایش دی اکسید کربن و اشعه ماورای بنفس...

اعشه ماورای بنفس	آنتوسبینین دی اکسید کربن	فلالونوئید		(جذب در گرم وزن خشک برگ)	۳۳۰	۳۰۰	۲۷۰	نامنومتر	نامنومتر	نامنومتر	۰/۱۱۰ ^d	۴۰۰ (ppm)
		کاروتونوئید	کلروفیل a+b	کلروفیل b	کلروفیل a	میلی گرم	در گرم	وزن تر	برگ	نامنومتر	نامنومتر	نامنومتر
۰/۵۰۶ ^a	۱/۹۹ ^a	۰/۵۹۹ ^a	۱/۳۹ ^a	۶۰/۶ ^{bc}	۵۲/۱ ^b	۷۶/۹ ^{bc}	۰/۱۱۰ ^d	۴۰۰ (ppm)	UV-A			
۰/۳۷۱ ^c	۱/۷۱ ^b	۰/۵۲۷ ^b	۱/۱۹ ^b	۵۵/۴ ^{cd}	۴۹/۹ ^{bc}	۷۲/۵ ^{cd}	۰/۰۸۶ ^c	۹۰۰ (ppm)				
۰/۴۶۶ ^b	۱/۴۳ ^c	۰/۶۴۶ ^c	۰/۹۷ ^c	۶۹/۲ ^a	۶۰/۰ ^a	۸۴/۹ ^a	۰/۱۸۸ ^a	۴۰۰ (ppm)	UV-B			
۰/۴۸۲ ^{ab}	۱/۳۵ ^c	۰/۴۲۶ ^d	۰/۹۳ ^c	۶۴/۱ ^{ab}	۵۷/۹ ^a	۸۳/۳ ^{ab}	۰/۱۶۴ ^b	۹۰۰ (ppm)				
۰/۲۸۶ ^d	۱/۰۹ ^d	۰/۳۳۹ ^f	۰/۷۶ ^d	۵۰/۴ ^d	۴۷/۴ ^c	۶۵/۱ ^d	۰/۱۳۳ ^c	۴۰۰ (ppm)	UV-C			
۰/۳۷۹ ^c	۱/۱۹ ^d	۰/۳۸۵ ^e	۰/۸۱ ^d	۳۸/۸ ^e	۳۵/۷ ^d	۵۰/۵ ^e	۰/۱۲۵ ^{cd}	۹۰۰ (ppm)				

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن ($P \leq 0.05$) اختلاف معنی دارند.

شرایط کمبود آب با افزایش شدت تشعشع فرابنفس مقدار کاروتونوئید برگ گندم دوروم کاهش معنی داری داشت. ترکیب دو تیمار خشکی و UV یک اثر کاهشی روی تمام پارامترهای مطالعه شده نشان داده است. (۳۱). همچنین ترکیبات جذب کننده UV از جمله غلاظت فلاونوئید در تنفس خشکی افزایش یافت که حدود ۷۰ درصد بیشتر از زمانی بود که UV بدون خشکی اعمال می شد (۳۱). یک رابطه بین خشکی و اشعه UV در پاسخهای گیاه وجود دارد، که در هر دو خشکی و اشعه UV همکاران افزایش آنتوسبینین و فنولها را بعد از تیمار UV و همکاران افزایش آنتوسبینین و فنولها را در حالی است که فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی اندازه گیری شده نسبت به تیمار خشکی بیشتر تحت تأثیر UV قرار گرفتند (۷). دو تنفس محیطی ذکر شده در تحریک مکانیسم های حفاظتی اثر تشدید کنندگی هم روی هم داشتند. مقدار آنتوسبینین و فنولها هم فقط با افزایش UV یا کاربرد هر دو تیمار افزایش یافت.

دو عامل غلاظت دی اکسید کربن و مقدار آب آبیاری بر میزان کلروفیل a و b و کاروتونوئیدهای برگ و همچنین میزان فلاونوئیدها در عدد جذبی ۳۰۰ نانومتر ($P \leq 0.01$) و بر میزان

بر میزان فلاونوئیدها و کربوهیدرات های برگ گندم دوروم نداشتند (جدول ۲). کمترین میزان کلروفیل a ، b و a+b در شدت تشعشع فرابنفس C و شرایط کمبود آب به ترتیب برابر ۰/۳۴۲ و ۱/۱۲ میلی گرم در گرم وزن تر برگ گندم دوروم مشاهده شد. در کل با افزایش شدت تشعشع فرابنفس و کمبود آب آبیاری میزان کلروفیل های برگ کاهش معنی داری نشان دادند (جدول ۵). کمترین میزان آنتوسبینین برگ گندم دوروم در سطح تشعشع فرابنفس A و شرایط بدون تنفس آبی و به میزان ۰/۰۸۴ میلی مول در گرم وزن خشک برگ مشاهده شد. مقدار آنتوسبینین برگ در سطح تشعشع فرابنفس A با کمبود آب آبیاری افزایش معنی داری نشان داد. این در حالی است که مقدار آنتوسبینین در سطوح تشعشع B و C با کمبود آب آبیاری کاهش یافت (جدول ۵).

همچنین بیشترین میزان کاروتونوئیدهای برگ گندم دوروم در سطح تشعشع فرابنفس B و شرایط بدون تنفس آبی با مقدار ۰/۵۷۸ میلی گرم در گرم وزن تر برگ مشاهده شد. در حالی که کمترین میزان کاروتونوئید برگ در سطح تشعشع C به دست آمد که در این سطح شرایط آبی گیاه بر میزان کاروتونوئید برگ مؤثر نبود (جدول ۵). پس می توان چنین نتیجه گیری کرد که در

جدول ۵. مقایسه میانگین برخی از صفات کیفی برگ پرچم گندم دوروم تحت تأثیر متقابل تیمارهای افزایش اشعه ماورای بمنش و کمبود آب

آنتوسیانین خشکی	میلی مول در گرم وزن	جاذب در گرم وزن خشک (برگ)	فلاؤنوفیل آنتوسیانین	اعشه ماورای بنفس		کاروتینوئید		کلروفیل a میلی گرم در گرم وزن تر وزن تر برگ	کلروفیل b میلی گرم در گرم وزن تر وزن تر برگ	کلروفیل a+b میلی گرم در گرم وزن تر وزن تر برگ	کاروتینوئید میلی گرم در گرم وزن تر وزن تر برگ
				گرم وزن	خشک برگ	نانومتر	نانومتر				
آبیاری UV-A	۰/۰۸۴ ^c	۰/۰۵	۰/۰۴۳۸ ^b	۱/۸۴ ^a	۰/۰۵۷۶ ^a	۱/۲۷ ^a	۵۹/۹ ^{cb}	۵۱/۹ ^b	۷۶/۱۳ ^b	۰/۰۴۳۹ ^b	۱/۸۸ ^a
کمبود UV-A	۰/۱۱۲ ^d	۰/۰۵	۰/۰۵۷۸ ^a	۱/۵۶ ^b	۰/۰۵۰۷ ^b	۱/۰۵ ^b	۶۷/۵ ^a	۵۹/۹ ^a	۸۴/۱۷ ^a	۰/۰۳۷۰ ^c	۱/۲۳ ^c
آبیاری UV-B	۰/۱۹۲ ^a	۰/۰۵	۰/۰۳۲۱ ^d	۱/۱۷ ^c	۰/۰۳۸۲ ^c	۰/۰۷۹ ^c	۴۹/۵ ^d	۴۵/۳ ^c	۶۱/۶۲ ^c	۰/۰۳۴۵ ^{cd}	۱/۱۲ ^c
آبیاری UV-C	۰/۱۳۲ ^c	۰/۰۵	۰/۰۱۵۴ ^b	۰/۰۷۸ ^c	۰/۰۳۴۲ ^d	۰/۰۷۸ ^c	۳۹/۷ ^e	۳۷/۷ ^d	۵۴/۰۰ ^d	۰/۰۱۲۶ ^{cd}	۱/۰۴ ^a

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن ($P \leq 0.05$) اختلاف معنی داری ندارند.

تشعشع فرابنفش میزان کربوهیدرات‌های برگ کاهش یافت اما در هر یک از سطوح این تشعشع با افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن میزان کربوهیدرات‌ها افزایش یافت و تغییر میزان آب آبیاری در اغلب موارد تأثیر زیادی بر میزان کربوهیدرات‌های برگ نداشت. در کل بیشترین میزان کربوهیدرات‌برگ مربوط به سطح تشعشع فرابنفش A و غلظت ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن در هر سطح آبیاری بود (۱/۷۶۴ و ۱/۷۵۵ میلی گرم در گرم وزن خشک برگ) و کمترین مقدار کربوهیدرات در سطح تشعشع فرابنفش C و غلظت دی‌اکسیدکربن ۴۰۰ میکرو مول بر مول هوا در هر دو سطح آبیاری و به مقدار ۲۲۶/۴ و ۲۱۲ میلی گرم در گرم وزن خشک برگ دیده شد (جدول ۷).

الحکیمی و همکاران هم‌بستگی مثبتی بین تجمع قندهای محلول و میزان آب نسبی برگ را در گندم دوروم تحت تنشی گزارش کردند (۸). قندهای محلول به واسطه حفظ آماس در برگ‌های تحت تنشی، از دهیدراسیون پروتئین‌ها و غشاهای سلولی جلوگیری می‌کنند (۱۷). برخی از محققین اظهار داشته‌اند که غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ در ۱۴ تا ۲۱ روز بعد از گل‌دهی با توجه به رقم از حدود ۱/۱ تا ۱۰/۴ مشاهده نشد (جدول ۲).

کلروفیل a+b ($P \leq 0.05$) اثر متقابل معنی داری داشتند (جدول ۲). در این مطالعه هیچ‌گونه اثر متقابل معنی داری بین دی‌اکسیدکربن و مقدار آب آبیاری بر میزان آنتوسیانین و کربوهیدرات‌های برگ گندم دوروم دیده نشد (جدول ۲). بیشترین میزان کلروفیل a, a+b, b, a, آنتوسیانین و کاروتینوئیدها مربوط به غلظت ۴۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن و شرایط بدون تنش آبی بود (جدول ۶). در کل با افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن و تنش آبی میزان کلروفیل a+b و مقادیر کاروتینوئیدها کاهش می‌یابد. البته در غلظت ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن اختلاف معنی داری بین دو تیمار کمبود آب و بدون تنش آبی از نظر میزان کلروفیل a و a+b آنتوسیانین و کاروتینوئیدها دیده نشد (جدول ۶).

اثر متقابل سه عامل سطوح مختلف تشعشع فرابنفش، دی‌اکسیدکربن و میزان آب آبیاری بر مقدار کربوهیدرات‌ها، فلاونوئیدها (عدد جذبی ۲۷۰ نانومتر)، پروتئین‌های محلول برگ ($P \leq 0.05$) و میزان کلروفیل b ($P \leq 0.01$) معنی دار بود (جدول ۲). در حالی که هیچ‌گونه اثر متقابل معنی داری بین سه عامل مورد آزمایش بر مقادیر آنتوسیانین، کاروتینوئیدها و کلروفیل a و a+b مشاهده نشد (جدول ۲). با افزایش شدت

جدول ۶. مقایسه میانگین صفات کیفی برگ پرچم گندم دوروم تحت تأثیر متقابل تیمارهای افزایش دی اکسید کربن و کمبود آب

کارو-تونیید میلی گرم در گرم وزن تر برگ	کلروفیل میلی گرم در گرم وزن تر برگ	کلروفیل میلی گرم در گرم وزن تر برگ	کلروفیل میلی گرم در گرم وزن تر برگ	فلاؤنئید			آتوسیانین میلی مول در گرم وزن خشک برگ	دی اکسید کربن خشکی	آبیاری کمبود	۴۰۰ (ppm)
				۳۳۰	۳۰۰	۲۷۰				
۰/۴۷۸ ^a	۱/۶۲ ^a	۰/۵۱۳ ^a	۱/۱۰ ^a	۶۱/۲ ^a	۵۳/۵ ^a	۷۵/۸ ^a	۰/۱۴۹ ^a	آبیاری		
۰/۳۶۱ ^c	۱/۴۰ ^b	۰/۴۲۱ ^c	۰/۹۸۰ ^b	۵۸/۸ ^a	۵۲/۸ ^a	۷۵/۵ ^a	۰/۱۳۸ ^{ab}	کمبود		
۰/۴۱۳ ^b	۱/۴۳ ^b	۰/۴۵۸ ^b	۰/۹۷۰ ^b	۵۶/۷ ^a	۵۱/۳ ^a	۷۲/۱ ^a	۰/۱۲۳ ^c	آبیاری		
۰/۴۰۹ ^b	۱/۴۲ ^b	۰/۴۳۵ ^c	۰/۹۸۲ ^b	۴۸/۹ ^b	۴۴/۴ ^b	۶۵/۴ ^b	۰/۱۲۷ ^{bc}	کمبود		

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن ($P \leq 0.05$) اختلاف معنی دارند.

جدول ۷. مقایسه میانگین برخی از صفات کیفی برگ پرچم گندم ماکارونی تحت تأثیر متقابل تیمارهای افزایش دی اکسید کربن، اشعه ماورای بنتش و کمبود آب

اشعه ماوراء بنفس	دی اکسید کربن میکرو مول بر وزن خشک برگ	کربوهیدرات میکرو مول بر وزن خشک برگ	فلاؤنئید			کربوهیدرات میکرو مول بر وزن خشک برگ	دی اکسید کربن میکرو مول بر وزن خشک برگ	آبیاری کمبود	۴۰۰ (UV-A)
			۲۷۰	جذب در گرم نانومتر در گرم وزن خشک برگ	۰/۱۴۹ ^a				
	۵۸۳/۶ ^{bc}	۰/۶۱۴ ^a	۱/۴۲ ^a	۷۹/۲ ^{abcd}	۶۳۸/۵ ^b	آبیاری			
	۶۱۹/۹ ^a	۰/۵۸۵ ^{ab}	۱/۳۷ ^{ab}	۷۴/۷ ^{abcd}	۵۴۰/۶ ^c	کمبود			
	۵۶۸/۴ ^c	۰/۵۲۲ ^d	۱/۱۱ ^c	۷۳/۵ ^{bcd}	۷۶۴/۱ ^a	آبیاری			
	۶۰۹/۳ ^{ab}	۰/۵۳۴ ^{cd}	۱/۲۷ ^b	۷۱/۹ ^{cdef}	۷۵۵/۱ ^a	کمبود			
	۴۳۹/۸ ^d	۰/۵۶۲ ^{bc}	۱/۱۰ ^c	۸۵/۹ ^a	۴۷۸/۳ ^d	آبیاری			
	۵۵۶/۷ ^c	۰/۳۶۶ ^{fg}	۰/۸۳ ^d	۸۴/۱ ^{ab}	۴۳۹/۳ ^{de}	کمبود			
	۴۲۹/۲ ^d	۰/۴۵۲ ^e	۰/۹۹ ^c	۸۲/۵ ^{abc}	۵۳۶/۹ ^c	آبیاری			
	۴۶۲/۰ ^d	۰/۴۰۱ ^f	۰/۸۶ ^d	۸۴/۱ ^{ab}	۴۸۹/۱ ^{cd}	کمبود			
	۲۷۱/۳ ^g	۰/۳۶۵ ^g	۰/۷۸ ^d	۶۲/۴ ^{ef}	۲۴۶/۴ ^g	آبیاری			
	۳۸۹/۵ ^e	۰/۳۱۴ ^h	۰/۷۴ ^d	۶۷/۸ ^{def}	۲۱۲/۰ ^g	کمبود			
	۲۶۴/۳ ^g	۰/۴۰۰ ^{fg}	۰/۸۰ ^d	۶۰/۸ ^f	۴۲۰/۴ ^e	آبیاری			
	۳۴۰/۳ ^f	۰/۳۷۱ ^{fg}	۰/۸۲ ^d	۴۰/۲ ^g	۳۳۰/۴ ^f	کمبود			

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن ($P \leq 0.05$) اختلاف معنی دارند.

معرف عدم انتقال آنها به این مقصد ها به واسطه پایین بودن ظرفیت مقصد (دانه) و عدم نیاز دانه به کربوهیدرات های محلول یا بالا بودن قدرت برگ در تولید این ترکیبات و یا نیاز

در صد متغیر است و تنفس خشکی نیز بسته به رقم ممکن است غلظت این ترکیبات را در برگ کاهش یا افزایش دهد (۲۱). تجمع کربوهیدرات های محلول در برگ در مرحله تنفس خشکی

وزن تر برگ مشاهده شد (جدول ۷). در کل با افزایش شدت تشعشع فرابنفش میزان کلروفیل a و b برگ کاهش یافت. اما این تغییر در غلظت‌های مختلف دی‌اکسیدکربن و مقادیر متفاوت آب آبیاری روند یکسانی نداشت. به طوری که مقادیر مختلف دی‌اکسیدکربن و تنفس آبی در بسیاری از موارد اثر معنی‌داری بر میزان کلروفیل a نشان نداد (جدول ۷).

افزایش شدت تشعشع فرابنفش و غلظت دی‌اکسیدکربن در شرایط تنفس آبی میزان پروتئین‌های محلول برگ گندم دوروم را کاهش داد. به طوری که بیشترین میزان پروتئین‌های محلول برگ در شدت تشعشع فرابنفش A و غلظت ۴۰۰ میکرومول بر مول ۶۱۶/۹ هوا دی‌اکسیدکربن و شرایط کمبود آب آبیاری به میزان میکروگرم در گرم وزن تر برگ مشاهده شد و کمترین میزان پروتئین‌های محلول برگ مربوط به سطح تشعشع C و غلظت ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن و شرایط بدون تنفس آبی به میزان ۲۶۴/۳ میکروگرم در گرم وزن تر برگ بود (جدول ۷).

تنفس خشکی غلظت پروتئین برگ را نیز کاهش می‌دهد که در شرایط تنفس با کاهش آنزیم رویسکو و نقصان فتوستز همراه است (۲ و ۱۴). صفاتی و غذیری با اندازه‌گیری پروتئین ۶ رقم گندم ایرانی تحت شرایط تیمارهای آبیاری مختلف نتیجه گرفته‌ند که با کاهش سطح آبیاری، میزان پروتئین در ارقام مختلف تقلیل یافت. کاهش میزان پروتئین و رنگریزهای فتوستزی در مطالعات قبلی محققان روی گیاه کلزا تحت تابش اشعه UV-B مشاهده گردیده است (۳ و ۲۰).

بافت‌های فتوستزی نسبت به بافت‌های غیر فتوستزی به UV حساس‌تر هستند زیرا در این بافت‌ها اکسیژن بیشتری در دسترس است و احتمال تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن و ایجاد تنفس اکسیداتیو بیشتر است (۲۳). علاوه بر این چون پلاستوکینون‌های موجود در مرکز واکنش فتوسیستم ۲ جاذب اشعه UV هستند حساسیت بافت‌های فتوستزی به این اشعه بیشتر است، هم‌چنین جذب اشعه UV توسط این فتوسیستم باعث تخریب پروتئین‌های D1 و D2 و کمپلکس شکست آب

به کربوهیدرات‌های محلول در تنظیم اسمزی برگ است. نصیبی و همکاران گزارش کردند که میزان قندهای احیا کننده ساقه در تیمارهای UV-A, B, C به ترتیب حدود ۱۶/۵، ۵۳ و ۷۳ درصد نسبت به کترول کاهش نشان می‌دهد (۴). کاهش میزان قندهای احیا کننده در تیمارهای UV شاخصی است که کاهش فتوستز را نشان می‌دهد و این کاهش فتوستز به دلایل مختلفی می‌باشد. گزارش شده است که غشاء‌ای تیلاکوئیدی به دلیل داشتن اسیدهای چرب غیر اشباع فراوان تحت تأثیر رادیکال‌های آزاد اکسیژن ناشی از تنفس UV قرار گرفته و اکسید می‌شوند و بنابراین هم‌بستگی غشاء‌ی در تیلاکوئید مختل شده که فرایند فتوستز و تولید انرژی را با مشکل مواجه می‌کنند (۲۹). از آنجا که گیاهان تیمار شده با UV تمایل به ظرفیت مخزن کمتر دارند، لذا فتوستز در آنها کاهش می‌یابد و کاهش فتوستز کاهش میزان قندهای احیا کننده را در پی دارد (۱۶).

آیناورس و همکاران گزارش کردند که افزایش CO₂ محتوای کربوهیدرات‌های محلول را تا ۲۰ درصد، محتوای نشاسته را تا ۱۲۰ درصد و محتوای کربوهیدرات‌های غیر محلول را تا ۵۸ درصد به طور معنی‌داری افزایش داده است (۶). تاسرامز و همکاران گزارش کردند که تنها به دلیل افزایش قند محلول محتوای کربوهیدرات کل با افزایش CO₂ (۱۰ درصد) و با افزایش UV (۲۵ درصد) افزایش یافت (۴۷). در مجموع، اثرات UV بیشتر از CO₂ به نظر می‌رسد.

فلاؤنونئیدهای برگ (در سطح جذبی ۲۷۰ نانومتر) بیشتر تحت تأثیر اشعه ماوراء بنفش بود، به طوری که بیشترین مقدار فلامونئیدها در سطح تشعشع فرابنفش B مشاهده گردید و بین غلظت‌های مختلف دی‌اکسید کربن و مقادیر مختلف آب آبیاری در این سطح از تشعشع اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۷).

بیشترین میزان کلروفیل a و b در سطح تشعشع فرابنفش A و غلظت ۴۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن و شرایط بدون تنفس آبی به ترتیب برابر ۱/۴۲ و ۰/۶۱۴ میلی‌گرم در گرم

CO_2 کاهش می‌یابد تا آنجا که سرعت اسیمیلاسیون در هر دو تیمار CO_2 یکسان گردد (هنگامیکه رطوبت خاک به اندازه کافی بود) (۲۵).

در کل می‌توان چنین نتیجه گرفت که در آینده با تغییر محیط زیست جهانی افزایش گازهای گلخانه‌ای و تشعشع ماورای بنفش ارزش غذایی و میزان پروتئین‌های محلول علوفه مصرفی توسط دامها و دانه غلات به‌ویژه دانه گندم که از مهم‌ترین محصولات غذایی جهان می‌باشد کاهش پیدا خواهد کرد. این عامل با گسترش جهانی شدن در کشورهای صنعتی و در حال توسعه باعث به خطر افتادن امنیت غذایی بشر در آینده‌ای نزدیک خواهد شد.

می‌شود (۲۳). رنگیزه‌های فتوستتری موجود در این بافت‌ها به‌دلیل وجود رادیکال‌های آزاد اکسیژن فتواکسیده شده و محتوای آنها کاهش می‌یابد (۴۶). آنزیم کلیدی رایسکو نیز که جزء آنزیم‌های کلیدی در چرخه کلوین است به اشعه UV بسیار حساس بوده و تحت تأثیر آن تخریب می‌شود. هم‌چنین به‌طور معمول گزارش کرده‌اند که غلظت نیتروژن در گیاهان رشد یافته در CO_2 زیاد کاهش می‌یابد (۲۲). سینکلایر و همکاران گزارش کردنده که گندم در سرتاسر فصل رشد در شرایط CO_2 بالا کمترین غلظت نیتروژن برگ را داشت (۴۰). لکین و همکاران گزارش کردنده که کارایی کربوکسیلاسیون رایسکو و ریبولوز دی‌فسفات اکسیژناز و ظرفیت تولید مجدد رایسکو در گیاهی سه کربنه با افزایش

منابع مورد استفاده

۱. امام، ی. ۱۳۸۲. زراعت غلات. انتشارات دانشگاه شیراز.
۲. سی و سه مرده، ع. ع. احمدی، ک. پوستینی، و ح. ابراهیم زاده. ۱۳۸۳. عوامل روزنها و غیر روزنها کنترل کننده فتوستتر و ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم. مجله علوم کشاورزی ایران (۳۵): ۹۳-۱۰۶.
۳. صفائی، م. و ح. غدیری. ۱۳۷۴. اثرات تنش رطوبتی خاک روی پاره‌ای از صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی شش رقم گندم در گلخانه. مجله علوم کشاورزی ۲۶: ۹-۱۷.
۴. نصیبی، ف.، خ. م. کلانتری و م. رشیدی راوری، ۱۳۸۲. بررسی تغییرات فیزیولوژیک و مورفولوژیک ایجاد شده در برخی از پارامترهای رشد در اثر تابش باندهای UV(A,B,C) اشعه ماورای بنفش در گیاه کلزا. مجله پژوهش و سازندگی در زراعت و باغبانی ۶۰: ۹۷-۱۰۳.
5. Agrawal, S. B. 1992. Effects of supplemental UV-B radiation on photosynthetic pigment, protein and glutathione content in green algae. Environ. Experim. Bot. 32: 137-143.
6. Ainaworth, E. A., Rogers, A., Nelson, R. and Long, S. 2004. Testing the source-sink hypothesis of down-regulation of photosynthesis in elevated CO_2 in the field with single gene substitutions in *Glycine max*. Agric Forest Meteorol. 122: 85-94.
7. Alexieva, V., I. Sergiev, S. Mapelli and E. Karanov. 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. Plant Cell and Environ. 24: 1337-1344.
8. Alhakimi, A., Monneveux, P. and Galiba, G. 1995. Soluble sugars, praline and relative water content (RWC) as trait for improving drought tolerance and divergent selection for RWC from *Triticum polonicum* into *Triticum durum*. J. Plant Physiol. 148: 745-751.
9. Arnone, D. I. 1940. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. J. Plant Physiol. 24: 1-15.
10. Ashraf, M. Y., A. R. Azmi, A. H. Khan and S. A. Ala. 1994. Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat. Acta Physiol. Planta 16(3): 185-191.
11. Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-day binding. Analytical Biochem. 72: 248-252.
12. Buchholz, G., B. Ehmann and E. Wellman. 1995. Ultraviolet light inhibition of phytochrome induced flavonoid biosynthesis and DNA photolyase formation in mustard cotyledons (*Synapis alba* L.). Plant Physiol. 108: 227-

234.

13. Casaty, P., M. V. Lara and C. S. Andreo. 2002. Regulation of enzymes involved in C₄ photosynthesis and the antioxidant metabolism by UV-B radiation in submersed aquatic species. *Photosynthesis Res.* 71: 251-264.
14. Castrillo, M. and I. Turujillo. 1994. Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activity and chlorophyll and protein contents in two cultivars of French bean plants under water stress and rewetting. *Photosynthetica* 30: 175-181
15. Cen, Y. P. and Bornman, J. F. 1993. The effect of exposure to enhanced UV radiation on the penetration of monochromatic and polychromatic UV radiation in leaves of *Brassica*. *Physiologia Plantarum* 82: 249-255.
16. Correia, C. M., J. M. Pereira, L. O. Bjorn and J. M. G. Torres-Pereira. 2005. Ultraviolet radiation and nitrogen affect the photosynthesis of maize. *Eur. J. Agron.* 22: 337-347.
17. Crow, J. H., J. F. Carpenter, L.M. Crowe and T. J. Anchrology. 1990. Are freezing and dehydration similar stress vectors? A comparison of modes of interaction of stability solutes with in biomolecules. *biology*. 27: 219-231
18. Dubois, M., K. Gilles, S. Hamilton, P. Rebes and F. Smith. 1956. Colorimetric method of determination of sugars and related substances. *Ann. Chem.* 28: 350-356.
19. Gonzales, R., N. D. Paul, K. Percy, M. Ambrose and A. R. Wellburn. 1996. Response to ultraviolet radiation of pea lines differing in leaf surface wax. *Physiologia Plantarum* 98: 852-860.
20. Greenberg, B. M., M. Wilson, K. E. Gerhardt. 1995. Morphological and physiological responses of *Brassica napus* to ultraviolet-B photo modification of ribulose- 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and potent acclimation processes. *J. Plant Physiol.* 148: 73-80.
21. Hossain, A. B. S., R. G. Sears, T. S. Cox and G. M. Paulses. 1990. Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Sci.* 30: 622-627.
22. Kimball, B. A., K. Kobayashi and M. Bindi. 2002. Responses of agricultural crops to free air CO₂ enrichment. *Adv. Agron.* 77: 293-368.
23. Krizek, D. T., S. J. Brita and R. M. Miewcki. 1998. Inhibitory effects of ambient level of solar UV-A and UV-B on growth of cv. New Red Fire lettuce. *Plant Physiol.* 103: 1-7.
24. Kulshreshtha, S., D. P. Mishra and R. K. Gupta. 1987. Changes in contents of chlorophyll, proteins and lipids in whole chloroplast and chloroplast membrane fractions at different leaf water potentials in drought resistant and sensitive genotype of wheat. *Photosynthetica* 21: 65-70.
25. Lecain, D. R., J. A. Morgan, A. R. Mosier and J. A. Nelson. 2003. Soil and water relations determine photosynthetic responses of C₃ and C₄ grasses in a semi arid ecosystem under elevated CO₂. *Ann. Bot.* 92: 41-52.
26. Lichtenthder, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymol.* 148: 350-382.
27. Matsuo, R. R. 1996. Durum wheat: its unique pasta- making properties. PP: 169-178. *In:* W. Bushuk and V. F. Rosper (Eds.), *Wheat Production, Properties and Quality*. Chapman and Hull, London.
28. Mazza, C. A., D. Battista, A. M. Zima, M. Szwarcberg-Bracchitta, C. V. Giordano, A. Acevedo, A. L. Scopel and C. L. Ballarè. 1999. The effects of solar ultraviolet-B radiation on the growth and yield of barley are accompanied by increased DNA damage and antioxidant responses. *Plant, Cell Environ.* 22: 61-70.
29. Mazza, C. A., H.E. Boccalandro, C. V. Giordano, D. Battista, A. L. Scopel and C. L. Ballare. 2000. Functional significance and induction by solar radiation of ultraviolet absorbing sunscreens in field grown soy bean crops. *Plant Physiol.* 122: 117-125.
30. Nogues, S. and N. R. Baker. 2000. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *J. Experim. Bot.* 348: 1309-1317.
31. Nogues, S., Allen, D. J. and Baker, N. R. 1998. Ultraviolet radiation effects on water relation, leaf development and photosynthesis in droughted pea plants. *Plant Physiol.* 117: 173-181.
32. Olsson, L. C., M. Veit, G. Weissenbock and J. F. Bornman. 1998. Differential flavonoids response to enhanced UV-B radiation in *Brasice napus*. *Photochemistry* 49(4): 1021-1028.
33. Ormond, D. P. and B. A. Hale. 2000. Physiological responses of plants and crops to ultraviolet-B radiation stress. *Air Pollution*. John Wiley and Sons INC., USA.
34. Pessarkli, M. 1999. *Handbook of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker Inc., New York.
35. Rozema, J., A. Teramura and M. M. Caldwell. 1999. Atmospheric CO₂ enrichment and enhanced solar ultraviolet radiation: gene to ecosystem responses. PP. 169-191. *In:* Lumsden, P. (Ed.). *Carbon Dioxide and Environmental Stress*. Academic Press, London.
36. Russell, J. M., M. Z. Luo and L. E. Deaver. 1996. Satellite confirmation of the dominance of chlorofluorocarbons in the global stratospheric chlorine budget. *Nature*. 379: 526-529.
37. SAS Institute Inc. 1997. *SAS/STAT user's guide, version 6*, 4th ed. SAS Institute, Cary, NC, USA.
38. Schutz, M. and A. Fangmeier. 2001. Growth and yield responses of spring wheat to elevated CO₂ and water limitation. *Environ. Pollut.* 114: 187-194.
39. Sicher, R. C. and J. A. Bunce. 1997. Relationship of photosynthetic acclimation to changes of Rubisco activity in

- field-grown winter wheat and barley during growth in elevated carbon dioxide. *Photosynthesis Res.* 52: 27-38.
40. Sinclair, T. R., P. J. Pinter, B. A. Kimball and S. Leavitt. 2000. Leaf nitrogen concentration of wheat subjected to elevated CO₂ and either water or n deficits. *Agric. Ecosys. Environ.* 79: 53-60.
41. Singh, J. and A. L. Patel. 1996. Water statuses, gaseous exchange, praline accumulation and yield of wheat in response to water stress. *Ann. Biol. Ludhiana* 12(1): 77-81.
42. Smith, J. L., D. J. Burritt and P. Bannister. 2000. Shoot dry weight, chlorophyll and UVB absorbing compounds as indicators of a plant's sensitivity to UVB radiation. *Ann. Bot.* 86: 1057-1063.
43. Smrkolj, P., V. Stibilj, I. Kreft and M. Germ. 2005. Selenium species in buckwheat cultivated with foliar addition of Se and Various levels of UV-B radiation. *Food Chem.* 96(4):675-681.
44. Steel R. G. D. and J. H. Torrie. 1998. Principles and procedures of statistics: a biometric approach. Ed's R.G. Summerfield, A.H. Banting pp. 17-36.
45. Teramura, A. H., J. H. Sullivan and J. Lydon. 1990. Effects of UV-B radiation on soybean yield and seed quality: a 6-year field study. *Physiol. Plant* 80: 5-11.
46. Tosserams, M., A. Paisdesa and J. Rozema. 1996. The effect of solar UV radiation on four plant species occurring in coastal grassland vegetation in the Netherland. *Plant Physiol.* 97: 731-739.
47. Tosserams, M., A. Visser., M. Groen, G. Kalis, E. Magendans and J. Rozema. 2001. Combined effects of CO₂ concentration and enhanced UV-B radiation on faba bean. *Plant Ecol.* 154: 197-210.