

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

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

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

چکیده

خشکی، تابش ماورای بنفش و افزایش غلظت دی‌اکسید کربن، سه تنش عمده محیطی هستند که آینده غذایی بشر را تحت تأثیر قرار خواهند 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 بنفش (UV-A, B, C) و کمبود آب آبیاری (به میزان ۶۰٪ ظرفیت مزرعه) اجرا گردید. نتایج نشان داد که با افزایش شدت اشعه ماورای بنفش میزان رنگدانه‌های آنتوسیانین، فلاونوئیدها و کاروتنوئیدهای 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 آنتوسیانین و کربوهیدرات‌ها معنی دار نبود. هم‌چنین اثر متقابل بین سه عامل مورد آزمایش بر مقادیر آنتوسیانین، کاروتنوئیدها و کلروفیل a و a+b معنی دار نشد. میزان پروتئین‌های برگ با تنش کم آبی کاهش یافت. هم‌چنین با افزایش شدت تشعشع ماورای بنفش 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 بنفش، دی‌اکسید کربن، تنش خشکی، صفات کیفی، گندم دوروم

مقدمه

اسپاگتی و رشته‌هاست (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 CO₂ جو از 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، کاهش‌های مشاهده شده در مجموع نشاسته و قندهای محلول دلالت دارد بر این‌که پاسخ‌های اصلی توسط میزان فتوستتزی کمتر تغییر یافته است (۱۶).

اینزورث و همکاران گزارش کردند که افزایش CO₂ محتوای کربوهیدرات‌های محلول را تا ۲۰ درصد، محتوای نشاسته را تا ۱۲۰ درصد و محتوای کربوهیدرات‌های غیرمحلول را تا ۵۸ درصد به‌طور معنی‌داری افزایش داده است (۶).

محققان با آزمایش روی گندم بهاره تحت تنش خشکی و تغییرات غلظت CO₂ دریافتند که افزایش CO₂ سبب افزایش سرعت تجزیه کلروفیل a می‌گردد (۳۸). مطالعات کمی روی اثر متقابل بین CO₂ و UV انجام شده است. نتایج این مطالعات خیلی متغیر می‌باشد: 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 می‌افتد. در دیگر آزمایش‌ها نشان داده شده است که پاسخ نسبی گیاه گندم به افزایش CO₂ جو همراه با تیمار تنش خشکی نسبت به کنترل بیشتر می‌باشد (۳۸).

هدف از این تحقیق، بررسی اثرهای افزایش CO₂ تنش آبی و اشعه ماورای بنفش روی گیاهان زراعی می‌باشد که ممکن است تحت تأثیر این عوامل عملکردشان کاهش یابد. گندم از آن جهت انتخاب شده که مهم‌ترین 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 CO₂) که آینده غذایی بشر را تحت تأثیر قرار می‌دهند در محیط مزرعه انجام نشده است، تحقیق روی این موضوع بسیار ضروری به‌نظر می‌رسد.

مواد و روش‌ها

آزمایش در گلخانه‌ای تحقیقاتی واقع در دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس تهران در شرایط کنترل شده دما (C ۲۵/۲۰ دمای روز و شب) و رطوبت (۲۰-۲۵٪) با موقعیت

کند (۶). اثر CO₂ افزایش یافته بر فتوستتزی در اکوسیستم‌های خشک یعنی جاهایی که اثرات تنش آب غالب می‌باشد، اهمیت کمتری دارد (۲۵).

تخریب ازون استراتوسفر باعث افزایش اشعه ماورای بنفش در سطح زمین شده است (۳۶). کاهش فتوستتزی توسط اشعه UV به‌طور عمده در نتیجه تنظیم کاهشی ژن‌های فتوستتزی، بازدارندگی آنزیم‌های فتوستتزی، کاهش میزان انتقال الکترون، و خسارت به فتوسیستم II می‌باشد (۱۶). محل‌های هدف UV در گیاهان شامل پروتئین‌ها، غشاهای زیستی، رنگدانه‌های فتوستتزی، فتوسیستم‌های نوری، هورمون‌های گیاهی و DNA می‌باشند (۳۳). در گونه‌های گیاهی در پاسخ به UV پارامتری مانند رنگدانه‌های فتوستتزی کاهش یافته و میزان ترکیبات جذب کننده UV به‌طور چشمگیری افزایش می‌یابد (۲۳).

سی‌وسه مرده و همکاران گزارش کردند که اعمال تنش خشکی غلظت کلروفیل a را به‌طور 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 می‌دهد که باعث افزایش نسبت کلروفیل a/b می‌شود (۱۰).

ناگئوس و بیکر گزارش کردند که تیمار UV محتوای فلاونوئیدها و آنتوسیانین برگ گیاهان مدیترانه‌ای را افزایش معنی‌داری داد (۳۰). کریا و همکاران گزارش کردند که اشعه‌ی UV فعالیت رایبوسکو و PEP کربوکسیلاز را کاهش داد که ممکن است به‌خاطر تجزیه پروتئین یا غیر فعال شدن آنزیم باشد (۱۶). آنها هم‌چنین گزارش کردند که کلروفیل کل (به سبب کاهش کلروفیل a و b)، مجموع کاروتنوئیدها، پروتئین‌های 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 کربوهیدرات‌ها در برگ‌ها در طول فتوستتزی یک پدیده‌ی معمولی است که می‌تواند با کاهش نیاز مخزن افزایش یابد. از آنجا که گیاهان

لامپ استفاده نشد، در اصل این تیمار، تیمار شاهد می‌باشد زیرا این طول موج به‌طور طبیعی در طبیعت وجود دارد و توسط لایه ازون جذب نمی‌گردد. لامپ‌ها در ۵۰ سانتی‌متری بالای بوته‌ها قرار گرفته و با افزایش ارتفاع بوته‌ها ارتفاع ۵۰ سانتی‌متر تا بوته‌ها حفظ شد.

هم‌زمان با اعمال تنش خشکی و UV، میزان غلظت گاز CO₂ نیز به میزان ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا افزایش یافت. برای اعمال تیمار CO₂ روی کرت‌های مزبور یک چهارچوب قرار داده و با پلاستیک دور آن پوشانده شد سپس با گاز CO₂ و به کمک حسگر الکترونیکی (ساخت کارخانه Testo آلمان) غلظت درون هر کرت به میزان‌های مورد نظر رسید. به منظور ایجاد شرایط یکسان برای تمام کرت‌ها از چهارچوب و پلاستیک استفاده شد. بعد از اعمال تیمارها، از برگ‌های پرچم هر کرت به‌طور تصادفی ۱۰ نمونه گرفته و جهت عصاره‌گیری و اندازه‌گیری صفات زیر در ازت مایع منجمد شده و به آزمایشگاه منتقل گردید.

کربوهیدرات‌های محلول به‌عنوان ترکیبات اسمزی آلی در واکنش میان مدت به تنش با استفاده از روش دوبیوس مورد اندازه‌گیری شد (۱۸). غلظت کربوهیدرات‌های محلول عصاره برگ به‌وسیله اسپکتروفتومتر (مدل Scinco UV-S 2100) در طول موج ۴۹۰ نانومتر و با توجه به منحنی استاندارد حاصل از غلظت‌های (صفر تا ۳۰ میکروگرم در میلی‌لیتر) گلوکز تعیین گردید (۱۸).

غلظت کلروفیل به‌عنوان یک واکنش کوتاه مدت به تنش و معیاری از توان حفظ قدرت منبع در شرایط تنش 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 اسپکتروفتومتر UV-S مدل Sinco 2100 در طول موج‌های ۶۶۳ و ۶۴۶ و ۴۷۰ نانومتر قرائت گردید (۹). غلظت کلروفیل از طریق روابط موجود بر حسب میلی‌گرم کلروفیل a، 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 بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار انجام شد که دو سطح تنش آبی (آبیاری معمولی یا عدم تنش خشکی، آبیاری به میزان ۶۰٪ ظرفیت مزرعه) فاکتور اول، دو سطح غلظت گاز دی‌اکسیدکربن (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 می‌دادند.

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

تمامی کرت‌های آزمایشی تا انتهای مرحله ساقه رفتن به‌طور یکسان و هم‌زمان آبیاری شدند. از ابتدای سنبله رفتن تا آخر گل‌دهی در حالی که تیمار شاهد در حد ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی (۰/۰۹۱۵ متر مکعب) آبیاری شد، تیمار تنش خشکی با تغییر میزان آب آبیاری توسط کنتور طوری تنظیم شد که رطوبت خاک به ۶۰ درصد ظرفیت زراعی برسد. در این دوره برای اعمال تیمار اشعه ماورای بنفش از لامپ‌های زیر با دوره‌های روزانه ۶۰ دقیقه‌ای (از ساعت ۱۳:۰۰ تا ۱۴:۰۰) با طول موج معین استفاده شد (UV-C Philips TUV 30W/G30T8; UV-B Philips 40W/12). برای تیمار UV-A از

جدول ۱. آزمون تجزیه خاک مورد آزمایش

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

میزان ۰/۱۷۶ میلی مول در گرم وزن خشک برگ مشاهده گردید (جدول ۳).

مقایسه میانگین‌های مقادیر فلاونوئیدها (در طول موج‌های جذبی ۲۷۰، ۳۰۰ و ۳۳۰ نانومتر) و کاروتنوئیدهای برگ گندم دوروم نشان داد که بیشترین میزان فلاونوئیدها و کاروتنوئیدها در سطح تشعشع فرابنفش B به ترتیب به میزان ۸۴/۱۳، ۵۸/۹۸، ۶۶/۶۷ عدد جذبی در گرم وزن خشک برگ و ۰/۴۷۴ میلی گرم در گرم وزن تر برگ بود ولی کمترین آنها در سطح تشعشع C دیده شد (جدول ۳). می توان چنین نتیجه گرفت که با افزایش شدت اشعه ماورای بنفش میزان رنگدانه‌های آنتوسیانین و فلاونوئیدها و کاروتنوئیدهای 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 معنی داری یافت (۳۰). تجمع آنتوسیانین‌ها و دیگر ترکیبات جذب کننده UV، فلاونوئیدها و مجموع فنول‌ها، بعد از تشعشع UV در گیاهان گزارش شده است (۲۳ و ۲۸) که نتایج این پژوهش را مورد تأیید قرار می‌دهند. ترکیبات فوق ممکن است در برگ به‌عنوان غربال‌های خورشیدی عمل کنند و UV را قبل از آن‌که به اندام هدف حساس خود از قبیل کلروپلاست‌ها و دیگر اندامک‌ها برساند، جذب کنند. اما به‌نظر می‌آید این مواد ناکافی باشند چون UV منجر به کاهش محتوای کلروفیل برگ شده است (۷). به هر حال، نقش این ترکیبات به‌طور 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 برادفورد و با توجه به غلظت نمونه‌های پروتئین شاهد حاصل از آلبومن سرم گاوی به‌وسیله دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۹۵ نانومتر تعیین شد. در نهایت مقادیر پروتئین به‌صورت غلظت بر حسب میکروگرم بر گرم وزن تر محاسبه گردید (۱۱).

برای سنجش فلاونوئیدها میزان جذب عصاره حاصل از برگ گیاه را توسط اسپکتروفتومتر UV-S مدل Sinco 2100 در طول موج‌های ۲۷۰، ۳۰۰، ۳۳۰ نانومتر خوانده و میزان فلاونوئیدها بر اساس جذب بر میلی‌گرم وزن تر بیان گردید (۲۳). برای اندازه‌گیری آنتوسیانین جذب این ماده در طول موج ۵۵۰ نانومتر توسط اسپکتروفتومتر UV-S مدل Sinco 2100 خوانده شد. برای محاسبه غلظت آنتوسیانین‌ها از ضریب خاموشی معادل $1 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1} \times 33000$ 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 ۵٪ صورت گرفت (۴۴).

نتایج و بحث

تجزیه واریانس صفات کیفی نشان داد که تشعشع فرابنفش بر میزان آنتوسیانین، فلاونوئید (طول موج‌های جذبی ۲۷۰ و ۳۰۰ و ۳۳۰ نانومتر)، کلروفیل a ، b و $a+b$ ، میزان کاروتنوئید و پروتئین‌های محلول برگ گندم اثر معنی‌داری ($P \leq 0/01$) دارد (جدول ۲). کمترین میزان آنتوسیانین در سطح تشعشع A به میزان ۰/۰۹۸ میلی مول در گرم وزن خشک برگ و بیشترین مقدار آنتوسیانین مربوط به اشعه ماورای بنفش در سطح B به

جدول ۲. تجزیه واریانس صفات کیفی برگ پرچم گندم دوروم تحت تنش کم آبی، ازدیاد دی اکسید کربن و تشعشع ماورای بنفش

پروتئین محلول برگ	میانگین مربعات						منابع تغییرات		
	فلاتونوئید			کربوهیدرات‌های محلول برگ					
	کاروتنوئید	کلروفیل a+b	کلروفیل b	کلروفیل a	نانومتر	نانومتر			
۱۳۱/۸۳ ^{NS}	۰/۰۰۰۰۳ ^{NS}	۰/۰۰۰۴۸ ^{NS}	۰/۰۰۰۰۶ ^{NS}	۰/۰۰۰۱۴ ^{NS}	۰/۳۸۹ ^{NS}	۳۱/۱۹ ^{NS}	۰/۰۰۰۰۴ ^{NS}	۲	درجه آزادی
۲۳۴۴۷/۵۱ ^{**}	۰/۰۰۶۴۸ ^{**}	۱/۵۶ ^{**}	۰/۱۲۲۷ ^{**}	۰/۸۱۰۷ ^{**}	۹۱۲/۷۵ ^{**}	۲۱۳۳/۶۶ ^{**}	۴۱۵۸۶/۰ ^{**}	۰/۰۱۸۴ ^{**}	۲
۸۷۵۴/۸۲ ^{**}	۰/۰۰۰۰۷ ^{NS}	۰/۰۰۶۷۱ [*]	۰/۰۰۰۳۹ ^{**}	۰/۰۰۳۸۲ ^{**}	۴۷۴/۸۳ ^{**}	۴۳۴/۱۷ ^{**}	۱۳۷۲۸۱/۳۶ ^{**}	۰/۰۰۰۳۱ ^{**}	۱
۴۴۳۱۰/۲ ^{**}	۰/۰۰۳۳۲ ^{**}	۰/۱۱۴۴ ^{**}	۰/۰۲۹۴ ^{**}	۰/۰۲۷۵ [*]	۱۳۳/۰۴ ^{**}	۱۱۰/۸۸ ^{NS}	۲۵۲۶۹/۸۷ ^{**}	۰/۰۰۰۰۱ ^{NS}	۱
۱۲۰۷/۹۷ [*]	۰/۰۰۴۰۱ ^{**}	۰/۱۰۷۱ ^{**}	۰/۰۱۱۱ ^{**}	۰/۰۵۱۸ ^{**}	۴۱/۵۴ ^{NS}	۸۹/۸۱ ^{**}	۱۱۲۳۱/۵۵ ^{**}	۰/۰۰۰۰۳ ^{NS}	۲
۲۶۱۶/۳۹ ^{**}	۰/۰۰۴۸۸ ^{**}	۰/۱۱۵۹ ^{**}	۰/۰۱۰۵ ^{**}	۰/۰۵۵۶ ^{**}	۵۲/۶۳ ^{NS}	۳۳/۰۵ ^{NS}	۲۶۶/۴۲ ^{NS}	۰/۰۰۰۲۸ ^{**}	۲
۳۷۰۰/۶۹ ^{**}	۰/۰۰۲۹۰ ^{**}	۰/۰۰۹۳ [*]	۰/۰۱۰۷ ^{**}	۰/۰۰۴۰۶ ^{**}	۶۶/۴۶ ^{NS}	۹۰/۱۹ ^{**}	۱۴۹/۴۵ ^{NS}	۰/۰۰۰۰۶ ^{NS}	۱
۱۴۸۲/۱۴ [*]	۰/۰۰۰۰۶ ^{NS}	۰/۰۰۰۹ ^{NS}	۰/۰۰۰۳۳ ^{**}	۰/۰۰۰۴۶ ^{NS}	۳۵/۴۶ ^{NS}	۳۵/۱۳ ^{NS}	۴۰۸/۳۸ [*]	۰/۰۰۰۰۴ ^{NS}	۲
۳۴۲/۳۹	۰/۰۰۰۰۸	۰/۰۱۲۴	۰/۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۴۶	۲۴/۸۷	۱۰/۶۶	۸۴۵/۳۹	۰/۰۰۰۰۲	۲۲
۴/۰۱۲	۶/۹۰	۷/۶۱	۴/۲۳	۶/۶۷	۸/۸۴	۶/۴۶	۵/۹۶	۹/۷۱	۲۲

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

جدول ۳. مقایسه میانگین برخی از صفات کیفی برگ پرچم گندم دوروم تحت تأثیر تیمارهای کمبود آب، افزایش دی اکسید کربن و اشته ماورای بنفش

کاروتنوئید	کلروفیل a+b		کلروفیل a		کلروفیل b		فلانوئید		میلی مول در گرم	میلی مول در گرم	آنتوسیانین	تیمار
	میلی گرم در گرم	وزن تر برگ	میلی گرم در گرم	وزن تر برگ	میلی گرم در گرم	وزن تر برگ	میلی گرم در گرم	وزن خشک برگ				
۰/۴۳۹ ^b	۱/۸۶ ^a	۰/۵۶۳ ^a	۱/۲۹ ^a	۵۷/۹۹ ^b	۵۱/۰۳ ^b	۷۴/۸۲ ^b	۰/۰۹۸ ^c	UV-A				
۰/۴۷۴ ^a	۱/۳۹ ^b	۰/۴۴۵ ^b	۰/۹۴ ^b	۶۶/۶۷ ^a	۵۸/۹۸ ^a	۸۴/۱۳ ^a	۰/۱۷۶ ^a	UV-B				اشعه ماوراء بنفش
۰/۳۳۳ ^c	۱/۱۵ ^c	۰/۳۶۳ ^c	۰/۷۸۵ ^c	۴۴/۵۹ ^c	۴۱/۵۶ ^c	۵۷/۸۱ ^c	۰/۱۲۹ ^b	UV-C				
۰/۴۱۹ ^a	۱/۵۱ ^a	۰/۴۶۸ ^a	۱/۰۴۱ ^a	۶۰/۰۵ ^a	۵۲/۱۷ ^a	۷۵/۶۹ ^a	۰/۱۴۴ ^a	۴۰۰ (ppm)				
۰/۴۱۱ ^a	۱/۴۲ ^b	۰/۴۲۷ ^b	۰/۹۷۶ ^b	۵۲/۷۹ ^b	۴۷/۸۸ ^b	۶۸/۷۵ ^b	۰/۱۲۵ ^b	۹۰۰ (ppm)				
۰/۴۲۶ ^a	۱/۵۲ ^a	۰/۴۸۶ ^a	۱/۰۳۷ ^a	۵۸/۹۶ ^a	۵۲/۴۴ ^a	۷۳/۹۸ ^a	۰/۱۳۶ ^a	آبیاری				
۰/۳۸۵ ^b	۱/۴۱ ^b	۰/۴۲۹ ^b	۰/۹۸۱ ^b	۵۳/۸۸ ^b	۴۸/۶۰ ^b	۷۰/۴۶ ^a	۰/۱۳۳ ^a	کمبود آب				

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن (P ≤ ۰/۰۵) اختلاف معنی داری ندارند.

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

نصیبی و همکاران گزارش کردند که کلروفیل a در تیمار UV-C کاهش چشمگیری نسبت به کنترل نشان می‌دهد (۳۰٪) (۴). کاهش میزان کلروفیل به دلیل ممانعت از سنتز آنها و یا تخریب پیش‌سازهای این رنگیزه‌ها اتفاق می‌افتد. هم‌چنین گزارش شده که UV-B باعث فتواکسیژناسیون غیر آنزیمی کلروفیل می‌گردد (۵). مطالعات مختلف، الگوی پایداری از میزان کلروفیل در پاسخ به UV نمی‌دهد، برای مثال در سویا این میزان کاهش یافت، اما در ذرت، لوبیا، جو و تربچه افزایش یافت. بنابراین تغییر در این نسبت بر سازگاری دلالت ندارد، اما مشخص می‌کند گیاهانی که تنش دریافت کرده‌اند، پاسخ داده‌اند (۴۲).

مقادیر رنگدانه‌های آنتوسیانین، کربوهیدرات‌های محلول، فلاونوئیدها (در طول موج‌های ۲۷۰، ۳۰۰ و ۳۳۰ نانومتر) و کلروفیل a و b و پروتئین‌های محلول برگ گندم دوروم تحت اثر افزایشی غلظت دی‌اکسیدکربن در سطح ۱٪ و میزان کلروفیل a+b در سطح ۵٪ قرار گرفتند ولی افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن بر میزان کاروتنوئیدهای برگ گندم دوروم اثر معنی‌داری نداشت (جدول ۲).

افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن از ۴۰۰ به ۹۰۰ ppm میزان رنگدانه‌های آنتوسیانین، فلاونوئیدها و کلروفیل a، b و a+b برگ گندم دوروم را به طوری معنی‌داری 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 می‌گردد (۳۸). سیچر و بونس هم‌چنین کاهش محتوای کلروفیل را در برگ‌های گندم زمستانه رشد کرده در CO₂ بالا را گزارش کردند (۳۹).

کمبود آب آبیاری اثر معنی‌داری بر میزان فلاونوئیدها (طول موج‌های ۳۰۰ و ۳۳۰ نانومتر)، کربوهیدرات‌های محلول، کلروفیل a، b و a+b، کاروتنوئیدها و پروتئین‌های محلول برگ گندم دوروم نشان داد ولی این تنش بر مقدار آنتوسیانین برگ

فنیل پروپانویید شامل فلاونوئیدها مثل فلاون‌ها، فلاونول‌ها و هم‌چنین آنتوسیانین‌ها در پاسخ به UV تشویق می‌شود (۱۲) و چون این ترکیبات در واکنش سلول‌های اپیدرمی تجمع می‌یابند و نور UV را به خوبی جذب می‌کنند، از نفوذ این اشعه به قسمت‌های حساس برگ مثل بافت‌های فتوستتزی (پارانشیم نردبانی و حفره‌ای) جلوگیری می‌نمایند (۴۶). فلاونوئیدها ترکیبات مربوطه UV را به طور مطلوبی جذب می‌کنند، اما طیف‌های فعال فتوستتزی را جذب نمی‌کنند (۱۵)، و اجازه می‌دهند که فتوستتز در زمانی که طول موج‌های UV به اپیدرم برخورد می‌کنند ادامه یابد. ارقامی که می‌توانند این ترکیبات را به سرعت مجتمع 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 واکنش سلول‌های مزوفیلی قرار گرفته‌اند که این گروه آخر نقش جلوگیری از نفوذ اشعه UV را ندارند و دارای نقش آنتی‌اکسیدانی در این سلول‌ها می‌باشند و مانع گسترش سلول‌ها شده و کاهش سطح برگ را باعث می‌گردند (۱۲). هم‌چنین محققان گزارش کرده‌اند که اشعه UV سنتز فلاونوئیدهای مختلف و دیگر ترکیبات پلی‌فنولیک همانند تانن‌ها و لیگنین‌ها را به عنوان محافظ در برابر اثرات مضر اشعه تحریک می‌کند (۳۲ و ۴۳). نصیبی و همکاران (۱۳۸۲) گزارش کردند که میزان کاروتنوئیدها در تیمارهای UV کاهش چندانی نیافته که بیانگر آنست که این رنگیزه‌ها در مقابل UV مقاوم‌ترند و نقش حفاظتی در برابر UV ایفا می‌کنند. در تیمار UV-B پژوهش جاری حتی افزایش ناچیزی در میزان کاروتنوئیدها 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 معنی‌داری یافت، به طوری که کمترین میزان کلروفیل a، b و a+b در سطح تشعشع C و به ترتیب به مقدار ۷۸۵/۰، ۳۶۲/۰ و ۱/۱۵ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ مشاهده شد و بیشترین میزان کلروفیل a، b و a+b در سطح تشعشع A و به ترتیب

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

کمبود آب سبب آسیب به رنگدانه‌ها و پلاستیدها می‌گردد. کاهش محتوای کلروفیل نیز تحت تنش گزارش شده است (۱۴) 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 ۳۵٪ و کلروفیل b را ۳۸٪ کاهش داد (۲). هم‌بستگی مثبت بین غلظت CO₂ زیر روزه‌ای 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 فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند. پسارکلی بیان می‌دارد که دوام فتوسنتز 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 (۱۰).

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

افزایش غلظت گاز دی‌اکسیدکربن در سطح تشعشع فرابنفش A کاهش معنی داری را در مقدار کلروفیل a، b و a+b و کاروتنوئیدهای برگ گندم دوروم نشان داد اما افزایش غلظت

این گاز تغییر معنی داری را در میزان کلروفیل a و a+b در سطوح تشعشع B و C نشان نداد (جدول ۴). تغییر غلظت گاز دی‌اکسیدکربن از ۴۰۰ به ۹۰۰ میکرو مول بر مول هوا در سطح تشعشع B میزان کلروفیل b برگ گندم دوروم را کاهش داد (جدول ۴). کمترین میزان کلروفیل b و کاروتنوئید برگ گندم دوروم در شدت اشعه ماورای بنفش C و غلظت ۴۰۰ میکرو مول بر مول هوا دی‌اکسیدکربن به ترتیب برابر ۰/۳۳۹ و ۰/۲۸۶ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ مشاهده شد (جدول ۴).

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

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

اثر متقابل شدت‌های مختلف تشعشع فرابنفش و تنش خشکی اثر معنی داری (P ≤ ۰/۰۱) بر میزان آنتوسیانین، کلروفیل a، b و a+b و کاروتنوئیدها و پروتئین‌های محلول برگ گندم دوروم معنی دار بود. این دو عامل هیچ‌گونه اثر متقابل معنی داری

جدول ۴. مقایسه میانگین برخی صفات کیفی برگ پرچم گندم دوروم تحت تأثیر متقابل تیمارهای افزایش دی‌اکسیدکربن و اشعه ماورای بنفش

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

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن ($P \leq 0/05$) اختلاف معنی‌داری ندارند.

شرایط کمبود آب با افزایش شدت تشعشع فرابنفش مقدار کاروتنوئید برگ گندم دوروم کاهش معنی‌داری داشت.

ترکیب دو تیمار خشکی و UV یک اثر کاهشی روی تمام پارامترهای مطالعه شده نشان داده است. (۳۱). هم‌چنین ترکیبات جذب‌کننده UV از جمله غلظت فلاونوئید در تنش خشکی افزایش یافت که حدود ۷۰ درصد بیشتر از زمانی بود که UV بدون خشکی اعمال می‌شد (۳۱). یک رابطه بین خشکی و اشعه UV در پاسخ‌های گیاه وجود دارد، که در هر دو تنش، یک ازمهم پاشیدگی اکسیداتیو را تحریک می‌کند. آلکسیوا و همکاران افزایش آنتوسیانین و فنول‌ها را بعد از تیمار UV گزارش کردند. آنها هم‌چنین دریافته‌اند که پارامترهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی اندازه‌گیری شده نسبت به تیمار خشکی بیشتر تحت تأثیر UV قرار گرفتند (۷). دو تنش محیطی ذکر شده در تحریک مکانیسم‌های حفاظتی اثر تشدیدکنندگی هم روی هم داشتند. مقدار آنتوسیانین و فنول‌ها هم فقط با افزایش UV یا کاربرد هر دو تیمار افزایش یافت.

دو عامل غلظت دی‌اکسیدکربن و مقدار آب آبیاری بر میزان کلروفیل a و b و کاروتنوئیدهای برگ و هم‌چنین میزان فلاونوئیدها در عدد جذبی ۳۰۰ نانومتر ($P \leq 0/01$) و بر میزان

بر میزان فلاونوئیدها و کربوهیدرات‌های برگ گندم دوروم نداشتند (جدول ۲). کمترین میزان کلروفیل a، b و a+b در شدت تشعشع فرابنفش C و شرایط کمبود آب به ترتیب برابر ۰/۷۸، ۰/۳۴۲ و ۱/۱۲ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ گندم دوروم مشاهده شد. در کل با افزایش شدت تشعشع فرابنفش و کمبود آب آبیاری میزان کلروفیل‌های برگ کاهش معنی‌داری نشان دادند (جدول ۵). کمترین میزان آنتوسیانین برگ گندم دوروم در سطح تشعشع فرابنفش A و شرایط بدون تنش آبی و به میزان ۰/۰۸۴ میلی‌مول در گرم وزن خشک برگ مشاهده شد. مقدار آنتوسیانین برگ در سطح تشعشع فرابنفش A با کمبود آب آبیاری افزایش معنی‌داری نشان داد. این در حالی است که مقدار آنتوسیانین در سطوح تشعشع B و C با کمبود آب آبیاری کاهش یافت (جدول ۵).

هم‌چنین بیشترین میزان کاروتنوئیدهای برگ گندم دوروم در سطح تشعشع فرابنفش B و شرایط بدون تنش آبی با مقدار ۰/۵۷۸ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ مشاهده شد. در حالی که کمترین میزان کاروتنوئید برگ در سطح تشعشع C به دست آمد که در این سطح شرایط آبی گیاه بر میزان کاروتنوئید برگ مؤثر نبود (جدول ۵). پس می‌توان چنین نتیجه‌گیری کرد که در

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

اشعه ماورای بنفش	خشکی	آنتوسیانین میلی مول در گرم وزن خشک برگ	فلاونوئید (جذب در گرم وزن خشک برگ)			کلروفیل a میلی گرم در گرم وزن تر برگ	کلروفیل b میلی گرم در گرم وزن تر برگ	کلروفیل a+b میلی گرم در گرم وزن تر برگ	کاروتنوئید میلی گرم در گرم وزن تر برگ
			۲۷۰ نانومتر	۳۰۰ نانومتر	۳۳۰ نانومتر				
UV-A	آبیاری	۰/۰۸۴ ^e	۷۶/۱۳ ^b	۵۱/۹ ^b	۵۹/۹ ^{cb}	۱/۲۷ ^a	۰/۵۷۶ ^a	۱/۸۴ ^a	۰/۴۳۸ ^b
	کمبود	۰/۱۱۲ ^d	۷۳/۳۰ ^b	۵۰/۱ ^b	۵۶/۱ ^c	۱/۳۲ ^a	۰/۵۵۹ ^a	۱/۸۸ ^a	۰/۴۳۹ ^b
UV-B	آبیاری	۰/۱۹۲ ^a	۸۴/۱۷ ^a	۵۹/۹ ^a	۶۷/۵ ^a	۱/۰۵ ^b	۰/۵۰۷ ^b	۱/۵۶ ^b	۰/۵۷۸ ^a
	کمبود	۰/۱۵۹ ^b	۸۴/۰۸ ^a	۵۷/۹ ^a	۶۵/۸ ^{ab}	۰/۸۴ ^c	۰/۳۸۳ ^c	۱/۲۳ ^c	۰/۳۷۰ ^c
UV-C	آبیاری	۰/۱۳۲ ^c	۶۱/۶۲ ^c	۴۵/۳ ^c	۴۹/۵ ^d	۰/۷۹ ^c	۰/۳۸۲ ^c	۱/۱۷ ^c	۰/۳۲۱ ^d
	کمبود	۰/۱۲۶ ^{cd}	۵۴/۰۰ ^d	۳۷/۷ ^d	۳۹/۷ ^e	۰/۷۸ ^c	۰/۳۴۲ ^d	۱/۱۲ ^c	۰/۳۴۵ ^{cd}

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 کربوهیدرات برگ 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 ۴/۲۴۶ 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 تنش گزارش کرده‌اند (۸). قندهای محلول به واسطه حفظ آماس در برگ‌های تحت تنش، 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

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، b، a+b، آنتوسیانین و کاروتنوئیدها 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، a+b و مقادیر کاروتنوئیدها 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 کاروتنوئیدها 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، کاروتنوئیدها 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 دی‌اکسید کربن و کمبود آب

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

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن ($P \leq 0/05$) اختلاف معنی داری ندارند.

جدول ۷. مقایسه میانگین برخی از صفات کیفی برگ پرچم گندم ماکارونی تحت تأثیر متقابل تیمارهای افزایش دی‌اکسید کربن،

اشعه ماورای بنفش و کمبود آب

اشعه ماوراء بنفش	دی‌اکسید کربن	کربوهیدرات	فلاونوئید	کلروفیل a	کلروفیل b	پروتئین محلول برگ	میکرومول بر مول هوا
							میکرومول بر مول هوا
میلی گرم در گرم وزن خشک برگ	میلی گرم در گرم وزن خشک برگ	میلی گرم در گرم وزن خشک برگ	جذب در ۲۷۰ نانومتر در گرم وزن خشک برگ	میلی گرم در گرم وزن تر برگ	میلی گرم در گرم وزن تر برگ	میکروگرم در گرم وزن تر برگ	میکروگرم در گرم وزن تر برگ
۴۰۰	آبیاری	۶۳۸/۵ ^b	۷۹/۲ ^{abcd}	۱/۴۲ ^a	۰/۶۱۴ ^a	۵۸۳/۶ ^{bc}	۴۰۰
۹۰۰	کمبود	۵۴۰/۶ ^c	۷۴/۷ ^{abcd}	۱/۳۷ ^{ab}	۰/۵۸۵ ^{ab}	۶۱۹/۹ ^a	۹۰۰
۴۰۰	آبیاری	۷۶۴/۱ ^a	۷۳/۵ ^{bcde}	۱/۱۱ ^c	۰/۵۲۲ ^d	۵۶۸/۴ ^c	۴۰۰
۹۰۰	کمبود	۷۵۵/۱ ^a	۷۱/۹ ^{edef}	۱/۲۷ ^b	۰/۵۳۴ ^{cd}	۶۰۹/۳ ^{ab}	۹۰۰
۴۰۰	آبیاری	۴۷۸/۳ ^d	۸۵/۹ ^a	۱/۱۰ ^c	۰/۵۶۲ ^{bc}	۴۳۹/۸ ^d	۴۰۰
۹۰۰	کمبود	۴۳۹/۳ ^{de}	۸۴/۱ ^{ab}	۰/۸۳ ^d	۰/۳۶۶ ^{fg}	۵۵۶/۷ ^c	۹۰۰
۴۰۰	آبیاری	۵۳۶/۹ ^c	۸۲/۵ ^{abc}	۰/۹۹ ^c	۰/۴۵۲ ^e	۴۲۹/۲ ^d	۴۰۰
۹۰۰	کمبود	۴۸۹/۱ ^{cd}	۸۴/۱ ^{ab}	۰/۸۶ ^d	۰/۴۰۱ ^f	۴۶۲/۰ ^d	۹۰۰
۴۰۰	آبیاری	۲۴۶/۴ ^g	۶۲/۴ ^{ef}	۰/۷۸ ^d	۰/۳۶۵ ^g	۲۷۱/۳ ^g	۴۰۰
۹۰۰	کمبود	۲۱۲/۰ ^g	۶۷/۸ ^{def}	۰/۷۴ ^d	۰/۳۱۴ ^h	۳۸۹/۵ ^e	۹۰۰
۴۰۰	آبیاری	۴۲۰/۴ ^e	۶۰/۸ ^f	۰/۸۰ ^d	۰/۴۰۰ ^{fg}	۲۶۴/۳ ^g	۴۰۰
۹۰۰	کمبود	۳۳۰/۴ ^f	۴۰/۲ ^g	۰/۸۲ ^d	۰/۳۷۱ ^{fg}	۳۴۰/۳ ^f	۹۰۰

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن ($P \leq 0/05$) اختلاف معنی داری ندارند.

درصد متغیر است و تنش خشکی نیز بسته به رقم ممکن است غلظت این ترکیبات را در برگ کاهش یا افزایش دهد (۲۱). تجمع کربوهیدرات‌های محلول در برگ در مرحله تنش خشکی معرف عدم انتقال آنها به این مقصدها به واسطه پایین بودن ظرفیت مقصد (دانه) و عدم نیاز دانه به کربوهیدرات‌های محلول یا بالا بودن قدرت برگ در تولید این ترکیبات و یا نیاز

درصد متغیر است و تنش خشکی نیز بسته به رقم ممکن است غلظت این ترکیبات را در برگ کاهش یا افزایش دهد (۲۱). تجمع کربوهیدرات‌های محلول در برگ در مرحله تنش خشکی

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 کنترل کاهش نشان می‌دهد (۴). کاهش میزان قندهای احیا کننده در تیمارهای UV شاخصی است که کاهش فتوسنتز را نشان می‌دهد و این کاهش فتوسنتز به دلایل مختلفی می‌باشد. گزارش شده است که غشاهای تیلاکوئیدی به دلیل داشتن اسیدهای چرب غیر اشباع فراوان تحت تأثیر رادیکال‌های آزاد اکسیژن ناشی از تنش UV قرار گرفته و اکسید می‌شوند و بنابراین هم‌بستگی غشایی در تیلاکوئید مختل شده که فرایند فتوسنتز و تولید انرژی را با مشکل مواجه می‌کند (۲۹). از آنجا که گیاهان تیمار شده با UV تمایل به ظرفیت مخزن کمتر دارند، لذا فتوسنتز در آنها کاهش می‌یابد و کاهش فتوسنتز کاهش میزان قندهای احیا کننده را در پی دارد (۱۶).

آیناوری 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 به‌طور معنی‌داری افزایش داده است (۶). تا سرامز 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.

فلاونوئیدهای برگ (در سطح جذبی ۲۷۰ نانومتر) بیشتر تحت تأثیر اشعه ماورای بنفش بود، به طوری که بیشترین مقدار فلاونوئیدها 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 دی‌اکسید کربن و شرایط بدون تنش آبی به ترتیب برابر ۱/۴۲ و ۰/۶۱۴ میلی گرم در گرم

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 دی‌اکسید کربن و مقادیر متفاوت آب آبیاری روند یکسانی نداشت. به طوری که مقادیر مختلف دی‌اکسید کربن و تنش آبی در بسیاری از موارد اثر معنی‌داری بر میزان کلروفیل a نشان نداد (جدول ۷).

افزایش شدت تشعشع فرابنفش و غلظت دی‌اکسید کربن در شرایط تنش 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 هوا دی‌اکسید کربن و شرایط کمبود آب آبیاری به میزان ۶۱۶/۹ 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 دی‌اکسید کربن و شرایط بدون تنش آبی به میزان ۲۶۴/۳ میکروگرم در گرم وزن تر برگ بود (جدول ۷).

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

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

می‌شود (۲۳). رنگیزه‌های فتوستتزی موجود در این بافت‌ها به دلیل وجود رادیکال‌های آزاد اکسیژن فتواکسیده شده و محتوای آنها کاهش می‌یابد (۴۶). آنزیم کلیدی رابیسکو 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 CO₂ زیاد کاهش می‌یابد (۲۲). سینکلایر و همکاران گزارش کردند که گندم در سرتاسر فصل رشد در شرایط CO₂ بالا کمترین غلظت نیتروژن برگ را داشت (۴۰). لکین و همکاران گزارش کردند که کارایی کربوکسیلاسیون رابیسکو و ریبولوز دی‌فسفات اکسیژناز و ظرفیت تولید مجدد رابیسکو در گیاهی سه کربنه با افزایش

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.

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 روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای کنترل کننده فتوستتزی و ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم. *مجله علوم کشاورزی ایران* ۳۵(۱): ۹۳-۱۰۶.
۳. صفایی، 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: ۱۷-۹.
۴. نصیبی، ف.، خ. م. کلانتری و م. رشیدی راوری، ۱۳۸۲. بررسی تغییرات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی 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 CO₂ 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 Physiolo. 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 cultivares of French bean plants under water stress and rewatering. *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. Gerhadt. 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. Girodano, 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. Nogue, 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. Nogue, 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. Ormord, 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 Robisco 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 statues, 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.