



Review Article

A review on the effects of low atmospheric pressure on plant cultivation in space: The study of physiological responses and adaptive mechanisms

Available in:
Journal.isrc.ac.ir

Journal of
& Space Science, Technology
& Applications (Persian)

Vol. 5, No. 1, pp.: 188-196
2025

DOI:
10.22034/jssta.2025.511183.1235

Article Info

Received: 1403-12-18
Accepted: 1404-04-22

Keywords

Low atmospheric pressure,
Plants, Life support system,
Growth, Gene expression

How to Cite this article

H. Hassanpour, "A review on the effects of low atmospheric pressure on plant cultivation in space: The study of physiological responses and adaptive mechanisms", *Journal of Space Science, Technology and Applications*, vol. 5, no. 1, pp. 188–196, 2025.

Halimeh Hassanpour

Associate Professor, Aerospace Research Institute, Ministry of Science Research and Technology, Tehran, Iran
hassanpour@ari.ac.ir

Abstract

Plants are the main components of the bioregenerative life support system in long-term space missions to Mars. To cultivate plants in the Martian conditions, it is necessary to understand how they adapt to low atmospheric pressure. The atmospheric pressure on Mars is very low, about 0.2 to 0.9 kPa, and is much higher on the Earth's surface depending on the altitude above sea level (101 kPa at sea level). Therefore, the structural materials of life support system as well as the plants grown inside it must be able to withstand reduced atmospheric pressure. Facilities and capabilities for plant growth in low atmospheric pressure must be developed for long-term space missions. So far, studies on plant cultivation in low atmospheric pressure have been limited to a few experiments that examine the ability of plants to grow and survive. To understand how plants adapt to low pressure, it is necessary to examine physiological responses through signaling pathways and oxidative stress tolerance mechanisms. In this study, the effect of low atmospheric pressure on the design of space greenhouses, its application in reducing spacecraft mass during long-term voyages, plant physiological responses, pathways of oxidative damage, and molecular mechanisms of tolerance to low atmospheric pressure will be investigated.

Keywords: Low atmospheric pressure, Plants, Life support system, Growth, Gene expression



دسترس پذیر در نشانی:
Journal.isrc.ac.ir

دو فصلنامه

علوم، فناوری و کاربردهای
فضایی

سال پنجم، شماره ۱، صفحه ۱۸۸-۱۹۶
بهار و تابستان ۱۴۰۴

DOI:

10.22034/jssta.2025.511183.1235

تاریخچه داوری

در یافت: ۱۴۰۳/۱۲/۱۸

پذیرش: ۱۴۰۴/۰۴/۲۲

واژه‌های کلیدی

کاهش فشار اتمسفری، گیاهان،
سیستم پشتیبان حیات، رشد، بیان ژن

نحوه استناد به مقاله

حلیمه حسن پور، "مروری بر تاثیر
کاهش فشار اتمسفری بر کشت گیاهان
در فضا: بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی
و مکانیسم‌های سازشی"، دو فصلنامه
علوم، فناوری و کاربردهای فضایی، جلد
پنجم، شماره اول، صفحات ۱۹۶-۱۸۸،
۱۴۰۴.

مقاله مروری

مروری بر تاثیر کاهش فشار اتمسفری بر کشت گیاهان در فضا: بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی و مکانیسم‌های سازشی

حلیمه حسن پور

دانشیار، پژوهشگاه هوافضا، وزارت علوم، تحقیقات و فناوری، تهران، ایران
hassanpour@ari.ac.ir

چکیده

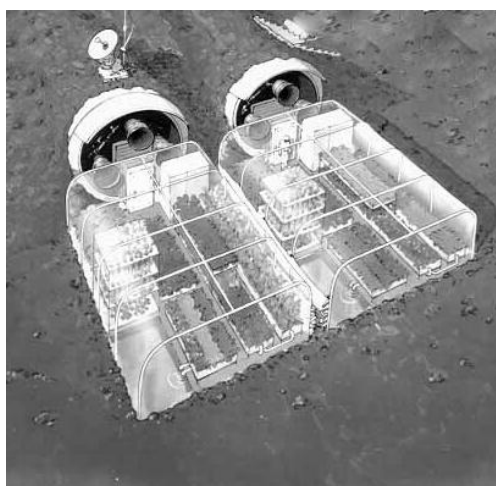
گیاهان از اجزای اصلی سیستم پشتیبان حیات قابل بازیابی، در سفرهای طولانی مدت فضایی به مریخ هستند. برای کشت گیاه در شرایط محیطی مریخ، نیاز به درک نحوه سازگاری به شرایط کاهش فشار اتمسفری است. فشار اتمسفری مریخ بسیار پائین و در حدود ۰/۲ تا ۰/۹ کیلوپاسکال و در سطح زمین خیلی بالاتر وابسته به ارتفاع از سطح دریا (۱۰۱ کیلوپاسکال در سطح دریا) است. بنابراین مواد ساختاری سازه و همچنین گیاهان کشت شده درون آن بایستی بتوانند شرایط کاهش فشار اتمسفری را تحمل نمایند. تسهیلات و امکانات رشد گیاه در فشار پائین اتمسفری بایستی برای سفرهای طولانی مدت فضایی توسعه یابند. تاکنون مطالعات انجام شده روی کشت گیاه در شرایط کاهش فشار اتمسفری محدود به چند آزمایش بوده که قابلیت رشد و زنده مانی گیاه را بررسی کرده است. برای درک نحوه سازش گیاه به کاهش فشار نیاز به بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی از طریق مسیرهای سیگنالینگ و مکانیسم‌های تحمل تنش اکسیداتیو است. در مطالعه حاضر، تاثیر کاهش فشار اتمسفری بر طراحی گلخانه‌های فضایی، کاربرد آن در کاهش جرم فضاپیما در سفرهای طولانی مدت، تغییرات فیزیولوژیکی گیاه، مسیرهای ایجاد آسیب اکسیداتیو و مکانیسم‌های مولکولی تحمل تنش کاهش فشار اتمسفری بررسی خواهد شد.

کلمات کلیدی: کاهش فشار اتمسفری، گیاهان، سیستم پشتیبان حیات، رشد، بیان ژن

۱-مقدمه

است. مازول‌های در حد ارسال انسان، از ترکیب گاز و فشار استفاده می‌کند و ترکیب اتمسفری آن از مازول‌های رشد گیاهی متفاوت‌تر هستند. زیرا انسان در فشارهای پائین ۳۰-۴۰ کیلوپاسکال، حتی با اکسیژن کافی نمی‌تواند فعالیت داشته باشد. در حالیکه گیاهان حتی می‌توانند در فشار خیلی پائین ۵-۱۰ کیلوپاسکال هم قابلیت زنده‌مانی داشته باشند و این قابل انتظار است که گیاه بتواند در مدار ماه یا مریخ در فشار اتمسفری خیلی کم رشد نماید [۱].

در ماموریت مریخ، اگر فشار درون گلخانه روی ۷/۵ کیلوپاسکال حفظ شود، می‌توان گلخانه‌های فضایی با ورق‌های قابل رویت طراحی کرد (شکل ۱). اما اگر فشار درون گلخانه در سطح بالاتر حفظ شود، گلخانه بایستی با ورق‌های مات ساخته شود. در این صورت، سیستم‌های روشنایی مکمل برای رشد گیاه بایستی اضافه شده و جرم سیستم و توان مصرفی نیز افزایش می‌یابد [۳].



شکل ۱. گلخانه های فضای قابل رویت برای اکتشافات

فضایی مریخ

از طرفی گیاهان کشت شده در سیستم پشتیبان حیات بایستی تحت کاهش فشار رشد نمایند و اکسیژن و چرخه آب مورد نیاز را در سیستم فراهم کنند [۴ و ۵]. تاکنون مطالعات صورت گرفته محدود به تاثیر کاهش فشار بر رشد و زنده‌مانی گیاه بوده و درک کاملی از پاسخ‌های بیوشیمیایی و ملکولی القا شده با کاهش فشار در گیاهان وجود ندارد. بنابراین هدف از این مطالعه، بررسی چگونگی اعمال کاهش فشار اتمسفری بر نمونه‌های زیستی، پاسخ‌های فیزیولوژیکی، تنش اکسیداتیو و مکانیسم تحمل تنش است.

۱- شبیه‌سازی کاهش فشار اتمسفری

برای تست‌های زمینی کاهش فشار اتمسفری، می‌توان دستگاه ایجاد خلاء را طراحی کرد. در یک طراحی، برای دستگاه ۵ بخش

رشد گیاهان در فضا به عنوان یک رویکرد توسعه طرح‌های استراتژیک ناسا در ماموریت‌های طولانی مدت و یا محیط‌هایی نظیر مریخ و ماه است. گیاهان جزء اصلی سیستم پشتیبان حیات، قابل بازیابی هستند و روی توسعه اکوستنزی سیارات تاثیر خواهند داشت. اما استفاده از گیاهان در این شرایط بستگی به توانایی ژنتیکی گیاه برای زنده‌مانی و رشد در این شرایط دارد و شرایط محیطی سفرهای فضایی اثر بازدارندگی روی رشد گیاهان دارد [۱].

جرم یکی از فاکتورهای مهم در سفرهای فضایی محسوب می‌شود. این الزام به‌ویژه در ماموریت انسان به مریخ نمود بیشتری پیدا می‌کند زیرا جرم به عنوان یک فاکتور اساسی در طراحی سیستم‌های محرکه فضاپیما و پرتاب است. اصطلاح "سیستم جرمی معادل" (EMS) اولین بار توسط ناسا به کار گرفته شد و به عنوان یک پارامتر کلیدی برای مقایسه سیستم‌های پشتیبان حیات استفاده می‌شود. EMS براساس طراحی ماموریت فضایی و فضاپیما به صورت الزامات نیروی محرکه، نیروی الکتریکی، دما، حجم و اجزای پشتیبان حیات انسان تعریف می‌شود. برای نمونه، در یک سیستم پشتیبان حیات قابل بازیابی، اگر ۲۵٪ غذا تولید شود، تخییر آب توسط سیستم رشد گیاه می‌تواند همه آب مورد نیاز ماموریت را تولید کند و تاثیر معنی‌داری بر کاهش ESM دارد. کاهش سیستم جرمی فضاپیما منجر به تغییر طراحی زیرسیستم‌ها و اجزای محموله می‌شود. بنابراین استفاده از مدل‌های رشد گیاه در شرایط فشار پائین به عنوان یکی از روش‌های پتانسیلی برای کاهش جرم در سیستم پشتیبان حیات است [۲].

فشار پائین نیروی کمتری روی اجزای ساختاری فضاپیما وارد می‌کند و منجر به کاهش جرم اجزای ساختاری و مصرفی وسیله نقلیه فضایی می‌شود. کاهش جرم، امکان افزایش طول ماموریت و یا افزایش جرم محموله‌های فضایی را فراهم می‌کند. برای نمونه در ماموریت‌های مرکوری، جیمینی و آپولو، محیط فضاپیما روی ۳۴ کیلوپاسکال در یک محیط غنی از اکسیژن طراحی شد که برای تسهیل کردن مشکلات مهندسی پشتیبانی انسان در فضا و کاهش جرم فضاپیما در حین پرتاب انجام شد. فشار اتمسفری ایستگاه فضایی روی ۱۰۱ کیلوپاسکال تنظیم شده است، اما فشار دقیق داخلی برای ماموریت‌های سطح مریخ روی عدد ثابتی تعیین نشده است و بسته به ماموریت متغیر

^۱ Equivalent mass system

گیاهان می‌توانند فشار پائین اتمسفری را تحمل کنند که بستگی به ژنتیک گیاه، شدت فشار، نحوه تنظیمات و اجرای آزمایش دارد. بطوریکه افزایش رشد، تولید بیومس و متابولیت‌های دارویی نیز تحت کاهش متوسط فشار، گزارش شده است [۶ و ۸]. اما کاهش شدید فشار، شرایط تنش را برای گیاه ایجاد می‌کند و سلول‌ها بایستی پاسخ و فرآیند سازشی مناسبی را برای بقا به‌کارگیرند. کاهش فشار اتمسفری با کاهش تراکم اکسیژن همراه است و زمینه ایجاد تنش هیپوکسی را برای گیاه فراهم می‌کند. همچنین، کاهش فشار شرایط کم‌آبی (دهیدریشن) را برای سلول‌ها فراهم می‌کند. شرایط هیپوکسی و کم‌آبی القا شده تحت کاهش فشار می‌تواند سبب القای تنش اکسیداتیو و فعال شدن مسیرهای سیگنالینگ برای سازگاری سلول‌ها شود [۱].

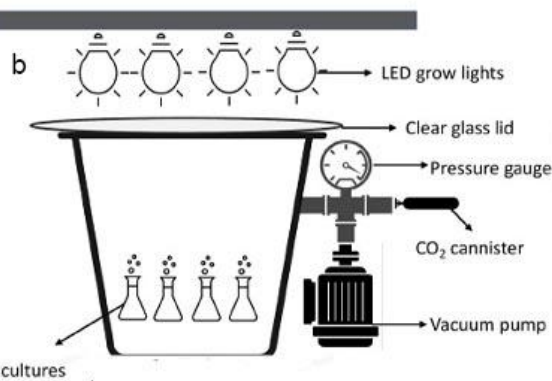
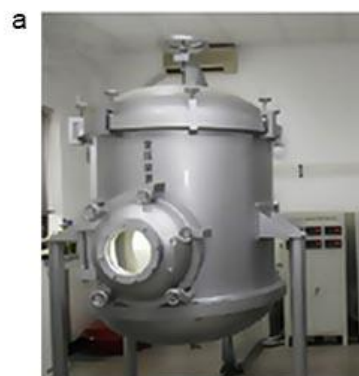
۳- سازگاری گیاهان به کاهش فشار اتمسفری

برای بررسی سازش گیاهان به کاهش فشار اتمسفری، پاسخ‌های فیزیولوژیکی گیاه، مسیرهای سیگنالینگ و مکانیسم‌های تحمل تنش اکسیداتیو بررسی خواهد شد.

۳-۱- پاسخ‌های فیزیولوژیکی تحت کاهش فشار

تاکنون چندین مطالعه در ارتباط با اثر کاهش فشار اتمسفری بر پارامترهای رشد و زنده‌مانی انجام شده است. نتایج مطالعات نشان داد که پاسخ گیاهان به فشار در گونه‌های مختلف متفاوت است. برای نمونه، گیاهچه‌های کاهو برای ۲۴ ساعت تحت کاهش فشار و سطح اکسیژن ثابت ۲۱ کیلوپاسکال قرار گرفتند. کاهش فشار اتمسفری از ۱۰۱ کیلوپاسکال به ۷۰ کیلوپاسکال منجر به القای رشد ریشه‌ها و افزایش ریشه‌های جانبی شد. میزان تنفس در تاریکی افزایش و وزن تر گیاه کاهش یافت [۴]. افزایش رشد ریشه‌ها می‌تواند در ارتباط با ایجاد شرایط هیپوکسی القا شده با کاهش فشار در ریشه‌ها باشد. کاهش فشار اکسیژن منجر به القای رشد ریشه‌های جانبی، تولید ریشه‌های جدید و تشکیل بافت آثرانسیم شده تا دسترسی به اکسیژن را برای نواحی هیپوکسی گیاه فراهم نماید. این فرایند توسط تنظیم‌کننده‌های رشد گیاه نظیر اتیلن تنظیم می‌شود. اتیلن می‌تواند منجر به القای ژن‌های مرتبط به پاسخ تنش هیپوکسی شود [۱]. تاثیر کاهش فشار اتمسفری بر دو رقم کاهوی سبز و قرمز نشان داد که در کاهوی سبز، کاهش فشار اتمسفری در سطح ۳۳ کیلوپاسکال منجر به کاهش رشد شد، اما محتوای کلروفیل تغییر معنی‌داری را نشان

در نظر گرفته شد که شامل: اتاق کشت، تنظیمات دما، تنظیمات رطوبت و کنترل هوادهی، تنظیم فشار هوا، تنظیم فشار دی‌اکسیدکربن و اکسیژن، کنترل کشت گیاه، مانیتور ویدئویی و تصویری بود. اتاق کشت گیاه دولایه‌ای و از جنس استیل بود. ارتفاع دستگاه ۱۲۰ سانتیمتر، عمق ۱۱۰ سانتیمتر، حجم ۱/۱ مترمکعب و سطح کشت ۱/۴ متر مربع در نظر گرفته شد (شکل ۲a) [۶].



شکل ۲. طراحی‌های پیشرفته (a) و ساده‌تر (b) از دستگاه ایجاد خلاء برای کشت گیاه

طراحی ساده‌تری نیز برای کار در آزمایشگاه‌های زیستی انجام شده است که شامل: مانومتر فشار، رابط ظرف به پمپ مکند هوا و رابط خروجی هوا است (شکل ۲b). نمونه‌های زیستی را درون ظرف خلاء گذاشته و فشار هوای مورد نظر آزمایش روی آنها اعمال می‌شود. اگر در طراحی آزمایش نیاز به نور باشد، ظرف خلاء بایستی قابلیت عبور نور را داشته باشد و یا درون ظرف سیستم نوری طراحی شود [۷].

۲- تنش‌های القا شده با کاهش فشار اتمسفری

۲-۳- مسیره‌های سیگنالینگ مرتبط با پاسخ‌های فیزیولوژیکی

مسیره‌های سیگنالینگ مرتبط با کاهش فشار شامل سیگنالینگ کلسیم و هورمونی است که می‌تواند در پاسخ فیزیولوژیکی گیاه به تنش کاهش فشار نقش داشته باشند. شرایط کمبود اکسیژن می‌تواند منجر به افزایش سریع کلسیم شود که در کشت سلولی ذرت و آرابیدوپسیس مشاهده گردید [۱۲]. رادیکال‌های آزاد و نیتریک اکسید نیز در ارتباط با سیگنالینگ کلسیم بوده و نقش مهمی را در پاسخ کاهش اکسیژن ایفا می‌کنند. با فعالیت NADPH-اکسیداز، انفجار سریع رادیکال‌های آزاد اتفاق می‌افتد. تجمع رادیکال‌های آزاد آپوپلاستی منجر به فعال‌سازی رسپتورهای غشای پلاسمایی و کانال‌های کلسیمی شده و سطح کلسیم سیتوپلاسمی افزایش می‌یابد. کلسیم به پروتئین‌های باندی به کلسیم از جمله کالمودولین، پروتئین کینازها و کالسی‌نورین-B متصل شده و سپس در هسته روی عناصر پاسخی به کاهش اکسیژن و بیان ژن‌ها تاثیر می‌گذارد. این ژن‌ها می‌توانند در ارتباط با تکثیر سلولی، رشد ساقه و ریشه، سیستم‌های دفاع آنزیمی و یا متابولیت‌های ثانوی باشند. از طرفی سیگنالینگ ترکیبات فرار نظیر اتیلن نیز تحت شرایط کاهش اکسیژن ایجاد می‌شود. افزایش سطح اتیلن منجر به تنظیم فاکتورهای رونویسی پاسخی به اتیلن-ERF-VIIs و تعدیل آبشار رونویسی شود [۱۳]. از سوی دیگر، شرایط کم‌آبی ناشی از کاهش فشار اتمسفری نیز می‌تواند منجر به القای مولکول‌های سیگنالینگ نظیر آبسزیک اسید، کلسیم، نیتریک اکسید و انواع رادیکال‌های آزاد شود که از طریق انتقال سیگنال منجر به القای تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی می‌شوند. سیگنال‌های تنش خشکی بیان ژن‌های فرودست را القا می‌کند. محصولات ژن‌های عملکردی نظیر پرولین، گلیسین بتائین، قندها، پروتئین‌های LEA و آکواپروتئین‌ها در متابولیسم گیاه دخالت می‌کند و در تحمل تنش و پاسخ‌های فیزیولوژیکی نقش دارند. محصولات ژن‌های تنظیمی نظیر پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم و پروتئین کینازهای فعال شده با میتوزن نیز می‌توانند با تنظیم مسیره‌های انتقال سیگنال و یا فاکتورهای رونویسی روی تنظیم ژن‌های پائین دست اثر گذاشته و تغییرات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی را در گیاه ایجاد نمایند [۱۴].

۲-۳- تنش اکسیداتیو تحت کاهش فشار

کاهش اکسیژن تحت کاهش فشار می‌تواند منجر به تجمع رادیکال‌های آزاد و القای تنش اکسیداتیو شود [۱۵]. تجمع

داد. اما در کاهوی قرمز، رشد کاهش یافت، ولی محتوای کلروفیل افزایش یافت که بیانگر تاثیر ژنوتیپ بر پاسخ‌های سازشی گیاه به کاهش فشار اتمسفری است [۹].

تاثیر کاهش فشار اتمسفری، در سه سطح شیب ارتفاع با فشارهای اتمسفری مختلف همراه با دو زمان آبیاری بر گیاهچه‌های شبدر قرمز و علف قوش^۲ نشان داد که فشار اتمسفری ۶۲ کیلو پاسکال منجر به افزایش هدایت روزنه‌ای و کاهش بیومس شد. در گیاه چمن جاوری^۳، اثر برهم‌کنشی تیمار آبی و فشار اتمسفری در فشار اتمسفری ۸۵ کیلو پاسکال منجر به کاهش محتوای کلروفیل و بیومس شد [۵].

تاثیر کاهش فشار اتمسفری بر رشد جلبک‌ها نشان داد که جلبک دونالیا بسیار متحمل به تنش کاهش فشار اتمسفری است و کاهش فشار حتی در ۸۰ میلی بار تاثیر معنی‌داری بر رشد و تعداد سلول‌ها نسبت به شاهد ندارد، رشد جلبک کلرلا نیز در این سطح از فشار نسبت به شاهد افزایش یافت و پیشنهاد شد که این دو جلبک کاندید مناسبی برای کشت در شرایط کاهش فشار اتمسفری مریخ هستند [۷]. حسن پور (۲۰۲۴) نشان داد که تیمار ۴۳۰ میلی بار کاهش فشار اتمسفری منجر به افزایش رشد و تعداد سلول‌های جلبک دونالیا شد که در ارتباط با افزایش محتوای رنگیزه‌های کلروفیل و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی بود [۸].

در گیاه گندم، کاهش فشار اتمسفری در فشار ۵۰ کیلو پاسکال منجر به افزایش وزن تر، وزن خشک و افزایش محصول شد که در ارتباط با جذب بیشتر عناصر غذایی فسفر، نیتروژن و پتاسیم در مقایسه با فشار ۱۰۱ کیلو پاسکال (شاهد) بود [۱۰]. در گیاه تریچه، کاهش فشار اتمسفری از ۹۸ کیلو پاسکال (شاهد) به ۶۶ کیلو پاسکال منجر به افزایش پارامترهای رشد از جمله وزن خشک برگ، ریشه، سطح برگ شد. اما با کاهش بیشتر سطح فشار در ۳۳ کیلو پاسکال، بیومس و سطح برگگی کاهش یافت [۱۱].

بررسی مطالعات فیزیولوژیکی نشان می‌دهد که تاثیر کاهش فشار بر گیاهان می‌تواند وابسته به ژنوتیپ و سطح فشار باشد. حتی از کاهش فشار در سطوح خاص می‌توان برای القای رشد گیاهان نیز استفاده کرد.

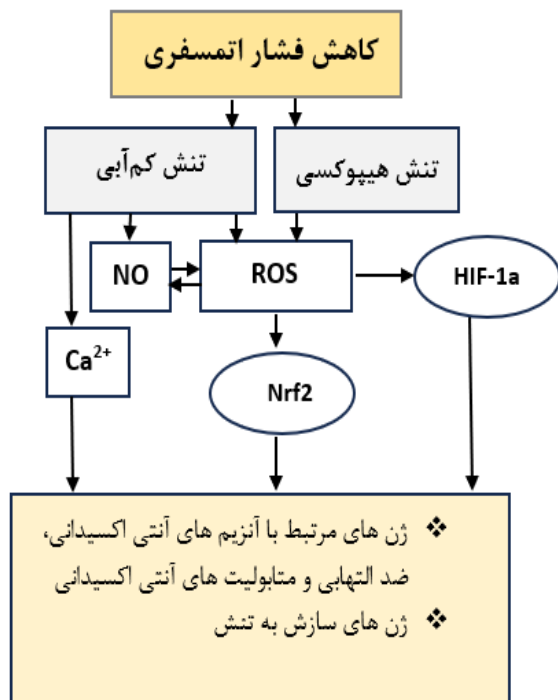
^۲ *Hieracium pilosella*

^۳ *Brachypodium rupestre*

رونویسی ANAC017 با اختلال میتوکندریایی و تجمع H_2O_2 فعال شده و منجر به تحمل تنش هیپوکسی می‌شود. از سوی دیگر، فاکتور رونویسی WRKY نیز در آرابیدوپسیس تحت تنش کاهش فشار اتمسفری فعال شد. فعال شدن فاکتورهای رونویسی روی بیان ژن‌های مرتبط با تحمل تنش تاثیر می‌گذارد [۱۸].

۴- پاسخ‌های ملکولی القا شده با کاهش فشار

تنظیمات ملکولی در شرایط کاهش فشار می‌تواند از چندین مسیر زیر صورت گیرد. رادیکال‌های آزاد به‌عنوان مولکول‌های سیگنالینگ عمل نموده و می‌توانند منجر به فعال‌سازی فاکتورهای $HIF-1\alpha$ و $Nrf2$ ، بیان ژن‌ها و پاسخ‌های سازشی به شرایط کاهش اکسیژن شوند. فعال‌سازی $Nrf2$ باعث فعال‌سازی ژن‌های رمزکننده آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و ضد التهابی می‌شود. $NADPH$ اکسیداز فاکتور $HIF-1\alpha$ را فعال می‌کند و بر فرآیندهای گلیکولیز تاثیر می‌گذارد. بیان ژن‌های مرتبط با تنش کاهش فشار اکسیژن می‌تواند منجر به سازش سلول‌ها به کاهش فشار اتمسفری شود [۱۹].



شکل ۳. مسیرهای پاسخ به شرایط کاهش فشار در گیاهان

تولید رادیکال‌های آزاد میتوکندریایی می‌تواند منجر غیرفعال شدن سوکسینات دهیدروژناز و تجمع سوکسینات در میتوکندری

مقادیر بالای رادیکال‌های آزاد منجر به القای پراکسیداسیون لیپیدها، اکسیداسیون پروتئین و کربونیل‌اسیون و اکسیداسیون DNA می‌شود. تولید رادیکال‌های آزاد در شرایط کاهش فشار می‌تواند از منابع مختلفی از جمله زنجیره انتقال الکترون میتوکندریایی و یا غیر میتوکندریایی از جمله فعال شدن آنزیم‌های نیکوتینامید آدنین دی‌نوکلئوتید فسفات اکسیداز، گزانتین اکسیداز و همچنین جفت‌ناشدگی نیتریک اکسید سنتاز صورت گیرد [۱۶]. با کاهش سطح اکسیژن، جریان الکترونی در زنجیره تنفسی کاهش یافته و می‌تواند منجر به کاهش پتانسیل غشای میتوکندری، تجمع الکترون‌ها در کمپلکس‌های تنفسی و در نهایت تشکیل سوپراکسید در شرایط هیپوکسی شود [۱۷]. کاهش فشار پاسخ‌های سازشی را نسبت به تنش اکسیداتیو فعال می‌کند. مکانیسم عمل آنزیم‌ها و ترکیبات آنتی‌اکسیدانی علیه تنش اکسیداتیو بستگی به شدت هیپوکسی، ژنتیک موجود زنده و عوامل دیگر دارد. در آرابیدوپسیس، انفجار رادیکال‌های آزاد به دلیل فعالیت بالای فعالیت $NADPH$ -اکسیداز و عدم تعادل زنجیره انتقال الکترون میتوکندریایی صورت گرفت. این عدم تعادل منجر به فعال‌سازی پروتئین کینازهای فعال شده با میتوژن، فاکتورهای شوک حرارتی و رونویسی پروتئین‌های شوک حرارتی شده که در مکانیسم تحمل تنش اکسیداتیو نقش دارند [۱۸].

از طرفی، سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی در پاسخ به کاهش فشار اتمسفری فعال شده و منجر به جاروب نمودن انواع رادیکال‌های آزاد می‌شوند. مدت زمان قرارگیری تحت کاهش فشار در تعدیل آسیب اکسیداتیو نیز مهم است، بطوریکه با افزایش زمان کاهش فشار، تجمع ترکیبات فعال زیستی (گلوکوتانیون و آسکوربات) و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی افزایش یافته و منجر به تعدیل تنش گردید [۱۰].

نیتریک اکسید به عنوان یک ملکول سیگنالینگ نقش مهمی را در تحمل تنش کاهش فشار ایفا می‌کند. کاهش اکسیژن محیط می‌تواند تولید نیتریک اکسید را تقویت نماید. سطح نیتریک اکسید می‌تواند بیوسنتز اتیلن را تقویت یا دارای بازدارندگی کند که از طریق فعال‌سازی فاکتورهای پاسخی به اتیلن صورت می‌گیرد. از طرفی نیتریک اکسید در سطح مناسب می‌تواند منجر به القای بیان آلترناتیو اکسیداز در شرایط استرس شود [۱۸]. علاوه بر این، کاهش فشار اتمسفری با تاثیر بر فاکتورهای رونویسی می‌تواند در تحمل تنش نقش داشته باشد. فاکتور

۵- پلی مورفیسم ژنی در کاهش فشار اتمسفری

پاسخ ملکولی به کاهش فشار پیچیده است و مسیرهای متعددی در پاسخ به کاهش فشار درگیر هستند. جدول زیر پلی مورفیسم ژن‌های مهم سازش به کاهش فشار اتمسفری را نشان می‌دهد.

جدول ۱. پلی مورفیسم ژن‌های تاثیرگذار بر پاسخ‌های فیزیولوژیکی در شرایط هیپوباریک-هیپوکسی [۲۷].

سیستم های حسگر اکسیژن		
ژن	پلی مورفیسم تک نوکلئوتیدی	عملکرد فیزیولوژیکی
HIF-1a	rs11549465C/T, rs11549467A/G	تنظیم حمل و انتقال اکسیژن
EPAS1	rs11125075G/A, rs4953388A/G, rs4953396A/C, rs896210G/A,	بیان HIF-2a
EGLN1	rs480902T/C, rs2486736G/A, rs973252A/G, rs186996510C/G,	تنظیم HIF-1a با تقویت هیدروکسیلاسیون و تخریب
APLN	rs3761581T/G, rs2235312C/T,	القای سنتز NO
CYBA	rs9932581A/G or 930A/G	اجزای کمپلکس تنفس میتوکندریایی برای تولید رادیکال‌های آزاد
GSTP1	rs1138272C/T or A114V	آنزیم های جاروب کننده رادیکال‌های آزاد برای هوموستازی ردوکس

فرآیندهایی سیگنال‌دهی H_2O_2 و نیتریک اکسید بویژه مورد توجه قرار دارند. در دهه گذشته، سیگنال‌دهی القا شده با هیپوکسی، به‌ویژه آنچه که توسط خانواده HIF میانجی‌گری می‌شود، به موضوع اصلی تحقیقات در زمینه ارتفاعات بالا تبدیل شد. برخی از ژن‌های با اهمیت زیاد در این حوزه شامل APLN، EGLN1، EPAS1، HIF-1a، GSTP1 و غیره هستند. حتی پلی‌مرفیسم‌های تک‌نوکلئوتیدی در این ژن‌ها که نقش‌های حیاتی در عملکردهای فیزیولوژیکی مرتبط ایفا می‌کنند، می‌توانند کارآمدی تطبیق فردی را تحت تأثیر قرار دهند (جدول ۱) [۲۵ و ۲۶].

شود. سوکسینات به‌عنوان یک مهارکننده رقابتی پرولیل هیدروکسیلاز عمل نموده و با مهار هیدروکسیلاسیون پرولیلی، منجر به القای تنظیمات مولکولی و افزایش مقاومت سلول به شرایط کمبود اکسیژن می‌شود [۲۰ و ۲۱] (شکل ۳).

تنش کم آبی ناشی از کاهش فشار با تغییر در الگوی پروتئین‌ها و سنتز mRNA همراه است. ژن‌های القا شونده با تنش دهیدریشن به سه رده تقسیم می‌شوند. پروتئین‌های مرتبط با LEA^۴ که در بافت‌های رویشی بیان می‌شوند، جزو اولین رده هستند. آنزیم‌های مورد نیاز در تجمع اسمولیت‌ها، حفاظت و یا انتقال سیگنال همراه با ترکیبات غیرآنزیمی نظیر یوبی‌کیتین‌ها، پروتئین‌های شوک گرمایی و بازدارنده‌های تریپسینی تشکیل رده دوم را می‌دهند. در نهایت، پروتئین‌هایی غشایی که تشکیل کانال‌های غشایی را می‌دهند. آنزیم‌های القا شده با دهیدریشن به نسبت بالایی وابسته به القای آبسزیک اسید است. تقریباً ۲۰٪ از پروتئین‌های LEA و ۸۰٪ از پروتئین‌های غیرآنزیمی بوسیله آبسزیک اسید القا می‌شوند. پروتئین‌های شوک گرمایی سریعاً به منظور محافظت سلول‌ها با فعالیت چیرون‌ها القا می‌شوند. القای مجموعه mRNA سریع اتفاق می‌افتد، بطوریکه در سوپا ۳-۷ دقیقه بعد از تنش دمایی، بیان ژن‌ها صورت گرفته و بعد از ۲ ساعت، پروتئین‌های شوک گرمایی بیش از ۵۰ درصد کل سنتز پروتئین سلول را در بر می‌گیرند [۲۲ و ۲۳].

مطالعات نشان داده است که افزایش کلسیم سیتوزولی از طریق فعال‌سازی کانال‌های نفوذپذیر به کلسیم وابسته به هایپرپلاریزاسیون در غشای پلاسمایی صورت می‌گیرد. افزایش کلسیم سیتوزولی به‌عنوان یک پیام‌رسان ثانویه عمل نموده و سیگنال‌های اکسیداتیو را با فاکتورهای پایین‌دست، از جمله فعال‌سازی کینازهای وابسته به کلسیم و سایر مسیرهای سیگنالینگ ادغام می‌کند. علاوه بر این، تعامل بین رادیکال‌های آزاد و سیگنالینگ کلسیم در تنظیم حرکت روزنه‌ها، پاسخ به تنش و بیان ژن نقش دارد [۲۴]. بنابراین به نظر می‌رسد رادیکال‌های آزاد، نیتریک اکسید، فاکتورهای رونویسی و بیان ژن‌های درگیر در مکانیسم تحمل تنش اکسیداتیو ناشی از کاهش فشار نقش داشته باشند.

^۴ Late embryogenesis abundant proteins

۶- نتیجه‌گیری

تنش کاهش فشار اتمسفری در گیاهان با تنش‌های هیپوکسی و کم‌آبی همراه است. پاسخ گیاه به کاهش فشار اتمسفری بستگی به ژنتیک گیاه و سطح کاهش فشار اتمسفری دارد. بطوریکه کاهش فشار در سطح متوسط می‌تواند منجر به افزایش رشد گیاه شود. اما کاهش شدید فشار، اثر بازدارندگی روی رشد دارد و گیاهان بایستی نسبت به این شرایط سازگاری یابند. در سطح فیزیولوژی، گیاهان با افزایش رشد ریشه‌ای، هدایت روزنه‌ای و کاهش رشد اندام‌های هوایی به تنش پاسخ می‌دهد. رادیکال‌های آزاد و نیتریک اکسید تولید شده تحت کاهش فشار می‌تواند منجر به فعال‌سازی فاکتورهای رونویسی و القای بیان ژن‌های مرتبط با سازش شود. در سیستم پشتیبان حیات قابل‌بازایی برای اکتشافات مریخ نیاز به کشت گیاهانی است که قادر به سازش به کاهش فشار اتمسفری باشند و رشد نمایند. بنابراین نیاز به مطالعات پژوهشی در ارتباط با تاثیر کاهش فشار بر پاسخ‌های سازشی گونه‌های مختلف گیاهی در آینده است، تا نمونه‌های مناسب برای تحقیقات علمی اکتشافی انتخاب شوند.

تعارض منافع

"هیچ‌گونه تعارض منافع توسط نویسنده بیان نشده است."

تشکر و قدردانی

از حمایت مالی مسئولین محترم پژوهشگاه هوافضا برای اجرای این پژوهش قدردانی می‌گردد.

مراجع

- pressure on plants' functional traits," *PloS one*, vol. 20, no. 1, pp. e0317590, 2025.
- [6] Y. Tang, S. Guo, W. Dong, L. Qin, W. Ai, and S. Lin, "Effects of long-term low atmospheric pressure on gas exchange and growth of lettuce," *Advances in Space Research*, vol. 46, no. 6, pp. 751-60, 2010.
- [7] L. M. Cencil, E. M. Hausrath, D. W. Ming, C. T. Adcock, J. Raymond, D. Remias, and W. P. Ruummele, "Investigating the growth of algae under low atmospheric pressures for potential food and oxygen production on Mars," *Frontiers in Microbiology*, vol. 12, pp. 733244, 2021.
- [8] H. Hassanpour, "Effect of low atmospheric pressure on the growth and antioxidant defense response of *Dunaliella salina*," *Journal of Space Science and Technology*, vol. 1, pp. 56-64, 2024.
- [9] G. W. Stutte et al., "Effect of reduced atmospheric pressure on growth and quality of two lettuce cultivars," *Life Sciences in Space Research*, vol. 34, pp. 37-44, 2022.
- [10] S. Guo, Y. Tang, F. Gao, W. Ai, and L. Qin, "Effects of low pressure and hypoxia on growth and development of wheat," *Acta Astronautica*, vol. 63(7-10), pp. 1081-5, 2008.
- [11] M. Stasiak, C. A. Wehkamp, J. Lawson, N. Yorrio, G. Stutte, J. Richards, R. Wheeler, and M. Dixon, "Radish (*Raphanus sativa* L. cv. Cherry Bomb II) growth, net carbon exchange rate, and transpiration at decreased atmospheric pressure and/or oxygen," *Gravitational and Space Research*, vol. 26, no. 1, 2012.
- [12] D. Francioli, G. Cid, S. Kanukollu, A. Ulrich, M. R. Hajirezaei, and S. Kolb, "Flooding causes dramatic compositional shifts and depletion of putative beneficial bacteria on the spring wheat microbiota," *Front Microbiol*, vol. 12, pp. 773116, 2021.
- [13] A. Bakshi and S. Gilroy, "Calcium signaling in hypoxic response," *Plant Physiology*, vol. 197, no. 1, pp. kiae654, 2025.
- [14] X. Yang, M. Lu, Y. Wang, Y. Wang, Z. Liu, and S. Chen, "Response mechanism of plants to drought stress," *Horticulturae*, vol. 7, no. 3, pp. 50, 2021.
- [15] A. G. Vij, R. Dutta, and N. K. Satija, "Acclimatization to oxidative stress at high altitude," *High altitude medicine & biology*, vol. 6, no. 4, pp. 301-10, 2005.
- [16] R.B. Hamanaka and N.S. Chandel, "Mitochondrial reactive oxygen species regulate hypoxic signaling," *Current opinion in cell biology*, vol. 21, no. 6, pp. 894-9, 2009.
- [17] N. S. Chandel, D. S. McClintock, C. E. Feliciano, T. M. Wood, J. A. Melendez, A. M. Rodriguez, P. T. Schumacker, "Reactive oxygen species generated at mitochondrial complex III stabilize hypoxia-inducible factor-1 α during hypoxia: a mechanism of O₂ sensing," *Journal of Biological Chemistry*, vol. 275, no. 33, pp. 25130-8, 2000.
- [18] C. Pucciariello and P. Perata, "The oxidative paradox in low oxygen stress in plants," *Antioxidants*, vol. 10, no. 2, pp. 332, 2021.
- [19] Y. Pan, K. D. Mansfield, C. C. Bertozzi, V. Rudenko, D. A. Chan, A. J. Giaccia, and M. C. Simon, "Multiple factors affecting cellular redox status and energy metabolism modulate hypoxia-inducible factor prolyl hydroxylase activity in vivo and in vitro," *Molecular and cellular biology*, vol. 27, no. 3, pp. 912-25, 2007.
- [20] D. C. Fuhrmann, I. Wittig, and B. Brüne, "TMEM126B deficiency reduces mitochondrial SDH oxidation by LPS,
- [1] R. J. Ferl, A. C. Schuerger, A. L. Paul, W. B. Gurley, K. Corey, and R. Bucklin, "Plant adaptation to low atmospheric pressures: potential molecular responses," *Life Support & Biosphere Science*, vol. 8, no. 2, pp. 93-101, 2002.
- [2] J. M. Clawson, "Development of an inflatable greenhouse for a modular crop production system," *NASA Technical Memorandum*, vol. 208577, pp. 77-89, 2000.
- [3] V. Maiwald et al., "From ice to space: a greenhouse design for Moon or Mars based on a prototype deployed in Antarctica," *CEAS Space Journal*, vol. 13, pp.17-37, 2021.
- [4] R. Spanarkel and M. C. Drew, "Germination and growth of lettuce (*Lactuca sativa*) at low atmospheric pressure," *Physiologia Plantarum*, vol. 116, no. 4, pp. 468-77, 2002.
- [5] S. Lembo, G. Niedrist, B. E. I. Omari, P. Illmer, N. Praeg, and A. Meul, "Dainese M. Short-term impact of low air

- attenuating HIF-1 α stabilization and IL-1 β expression,” *Redox Biology*, vol. 20, pp. 204-16, 2019.
- [21] L. D. Lukyanova, A. M. Dudchenko, T. A. Tsybina, E. L. Germanova, E. N. Tkachuk, and I. V. Erenburg. “Effect of intermittent normobaric hypoxia on kinetic properties of mitochondrial enzymes,” *Bulletin of experimental biology and medicine*, vol. 144, no. 6, pp.795-801, 2007.
- [22] C. G. Bartoli, F. Gomez, D. E. Martinez, and J. J. Guaiamet, “Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.),” *Journal of Experimental Botany*, vol. 403, pp. 1663-9, 2024.
- [23] Z. M. Pei et al., “Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells,” *Nature*, vol. 406, pp. 731-4, 2000.
- [24] R. A. Volkov, I. I. Panchuk, P. M. Mullineaux, and F. Schöffl, “Heat stress-induced H₂O₂ is required for effective expression of heat shock genes in Arabidopsis,” *Plant Molecular Biology*, vol. 61, pp. 733-746, 2006.
- [25] M. Gassmann and M. U. Muckenthaler, “Adaptation of iron requirement to hypoxic conditions at high altitude,” *Journal of applied physiology*, vol. 119, no. 12, pp. 1432-40, 2015.
- [26] R. T. Mallet, J. Burtscher, V. Pialoux, Q. Pasha, Y. Ahmad, G. P. Millet, and M. Burtscher. Molecular mechanisms of high-altitude acclimatization. *International journal of molecular sciences*, vol. 24, no. 2, pp.1698, 2023.
- [27] N. Chanana, T. Palmo, J. H. Newman, and M. Q. Pasha, “Vascular homeostasis at high-altitude: role of genetic variants and transcription factors.” *Pulmonary Circulation*, vol. 10, no. 4, 2020.



COPYRIGHTS

© 2025 by the authors. Licensee Iranian Space Research Center of Iran. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)