

واکنش فتوسنتزی دو رقم گندم نسبت به شوری

کاظم پوستینی و د. آ. بیکر

بترتیب استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران و پروفیسور

دیپارتمان علوم بیولوژی کالج وای دانشگاه لندن

تاریخ وصول بیست و نهم مردادماه ۱۳۷۰

چکیده

واکنش کربن گیری، تعرق و انتقال روزنه‌ای گازکربنیک دو رقم گندم مقاوم (شعله) و غیرمقاوم (اینیا-۶۶) به شوری، رشد یافته در گلخانه و در شوری (با غلظت های صفر، ۲/۵ و ۵ گرم در لیتر کلرورسدیم) با استفاده از دستگاه Infra Red Gas Analyser اندازه گیری و در يك طرح کرتهاى خردشده مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که میزان جذب کربن در رقم شعله فقط در بالاترین سطح شوری بکار گرفته کاهش یافت. همراه با کاهش جذب کربن، در هر دو رقم مورد استفاده کاهش مشابهی در میزان انتقال روزنه‌ای صورت گرفت. این نتایج اشاره دارد به اینکه در شرایط شوری مقاومت روزنه‌ای در برابر انتقال CO_2 ممکن است تا حد زیادی علت کاهش فتوسنتز باشد. مشاهدات میکروسکوپی بافت‌های برگ نشان داد که جریان CO_2 ممکن است تا حدی نیربوسیله تغییرات ساختمان داخلی برگ گیاه صورت گیرد.

مقدمه

رقم آن و شرایط آب و هوایی متفاوت است. طی مطالعاتی که تاکنون انجام شده کاهش رشد رویشی يك اثر قطعی شوری روی گیاهان غیرشورپسند نظیر گندم است. بدون تردید این اثر شامل کاهش سطح برگ است که از سوی برخی محققین به عنوان علت اصلی کاهش فتوسنتز بشمار رفته و به این ترتیب آنها کاهش فتوسنتز را به عنوان يك اثر ثانوی نسبت به کاهش رشد می‌شناسند (۵). ولی بنا به اعتقاد برخی دیگر از مولفین کارآئی فتوسنتز نیز خود عاملی است که می‌تواند مستقلاً تحت تاثیر شوری قرار گیرد. این نظریه را می‌توان از نتایج بررسیهای تعدادی از محققین

فتوسنتز از جمله مهمترین فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاهان است که طی آن کربن هسوا در متابولیسم گیاهی وارد می‌شود. محصول بدست آمده از فتوسنتز نزدیک به ۹۰٪ ماده خشک گیاه را تشکیل می‌دهد. بنابراین با کمترین تغییر در میزان فتوسنتز تغییرات زیادی در عملکرد محصولات زراعتی بوجود می‌آید. شدت فتوسنتز می‌تواند تحت تاثیر عوامل مختلف محیطی قرار گیرد. شوری یکی از عواملی است که بر روی فتوسنتز و فرآیندهای جانبی آن تاثیر می‌گذارد. این تاثیر بر حسب نوع محصول و

استنباط کرد. در عین حال یکی از فرآیندهایی که در نوشته محققین به عنوان نقطه تاثیرپذیر در شرایط شوری مطرح شده است فرآیند مربوط به انتقال CO_2 به داخل برگ و سلول است (۳). بدین معنی که کاهش انتقال CO_2 به داخل گیاه ممکن است نتیجه بسته شدن نسبی روزنه باشد (مقاومت روزنه‌ای) (۱۲). البته جدا از اثر روزنه، CO_2 در انتقال تا محل تثبیت می‌بایست از میان بافتها و عرض دیواره‌های سلولی آنها نیز عبور کند که احتمالاً از این نظر با نوعی مقاومت مواجه است (مقاومت مزوفیلی). روشن است که هر گونه تغییر در ویژگیهای این بافتها در اثر شوری می‌تواند روی میزان تثبیت کربن موثر باشد. یکی از مهمترین عواملی که به عنوان مکانیزم مقاومت روزنه‌ای مطرح شده است کاهش میزان K^+ در گیاه در شرایط شوری است. زیرا K^+ در واکنش روزنه‌ای نقش مهمی را ایفا می‌کند. اگر این مکانیزم نقش تعیین کننده را برعهده داشته باشد عوامل موثر در میزان و نوع یونهای که از طریق ریشه وارد گیاه می‌شوند حائز اهمیت می‌باشد. میزان تعرق در گیاه از جمله عواملی است که می‌تواند روی جذب یونها توسط ریشه موثر باشد (۶). و این در حالی است که خود از طریق بسته شدن نسبی روزنه تحت تاثیر قرار می‌گیرد (۳). به این ترتیب ضمن اینکه میزان جذب و تحلیل CO_2 در واحد سطح برگ تا حدی به میزان بازبودن روزنه مربوط می‌شود، واکنش گیاه از نظر میزان تعرق نیز تابعی است از واکنش روزنه‌ای و ممکن است روی میزان جذب یونها و ایجاد مسمومیت اثر بگذارد. بررسی حاضر با این هدف انجام شد تا نقش شوری را روی کارآئی فتوسنتزی کندم با توجه بسـه

واکنش روزنه‌ای و تعرق در گیاه مورد ارزیابی قرار دهد، و با مشخص ساختن نقش این فرآیندها در مقاومت به شوری زمینه شناخت ارقام و ایجاد مقاومت در آنها فراهم گردد.

مواد و روشها

در این بررسی اثر شوری روی میزان جذب کربن، تعرق و انتقال روزنه‌ای CO_2 در دو رقم بنامهای اینیا-۶۶ و شعله، بترتیب غیرمقاوم و مقاوم به شوری (۱) مورد ارزیابی قرار گرفت. این آزمایش در یک طرح کرت‌های خرد شده با بلوکهای کامل تصادفی با ۲ رقم گندم یاد شده و سه سطح شوری ($S_0 = 0$)، ($42/7mM$) $S_1 = 2/5$ و ($85/4mM$) $S_2 = 5$ گرم در لیتر آب آبیاری) در سه تکرار انجام گرفت. ارقام در کرت‌های اصلی و تیمارهای شوری در کرت‌های فرعی قرار گرفت. دانه گندم پس از جوانه زنی در میان لایه‌های مرطوب کاغذ، به داخل گلدانهای پلاستیکی ۱۵ سانتیمتری (۲ بوته در هر گلدان) انتقال یافت. برای هر واحد آزمایشی ۲ گلدان (با ۴ بوته) در نظر گرفته شد. محتوای گلدانها شامل ۴ قسمت پیت و یک قسمت ماسه با دانه‌های به قطر ۵-۶ میلیمتر بود. در ابتدا کود شیمیائی کامل به آن افزوده شد. پس از چهار هفته از انتقال بذر جوانه زده به گلدانها گیاهان هفته‌ای یکبار با محلول ۰/۵ گرم در لیتر مخلوط ۵۰/۵۰ از دو نوع ۲۱۱ و ۲۱۴ کود شیمیائی Libfeed مورد آبیاری قرار گرفتند. گلدانها در شرایط حرارتی ۲۱ و ۱۷ درجه سانتیگراد به ترتیب برای روز و شب و ۱۶ ساعت روشنائی در شبانه روز در گلخانه نگهداری شدند. غلظت شوری دوهفته پس از جوانه زدن با کمتریـن

ژنتیکی وجود دارد. با افزایش مقدار شوری میزان فتوسنتز کاهش یافت، ولی واکنش رقم اینیا-۶۶ سریعتر بود و به نظر می‌رسد رقم شعله در برابر شوری آب آبیاری تا حد ۲/۵ گرم در لیتر نمک از نوعی مقاومت برخوردار باشد. اگر این نتیجه صحیح باشد ویژگیهای فیزیولوژیکی این مقاومت می‌تواند زمینه‌ای برای اصلاح نباتات باشد. نتایج این بررسی با مشاهدات رابینسون و همکاران (۱۲) در مورد گیاه اسفناج که شوری کاهش عمده‌ای را در توان فتوسنتزی برگ بوجود نیاورده است، مغایر است. ولیکن گزارش پیت من (۱۰) را مبنی بر اینکه شوری علاوه بر کاهش سطح برگ موجب کاهش در میزان کربن گیری می‌شود مورد تأیید قرار می‌دهد. به این ترتیب می‌توان چنین نتیجه گرفت که شوری از طریق کار آئی فتوسنتزی میزان فتوسنتز در گندم را محدود می‌سازد. بررسیهای دیگری نشان داده است که شوری مساحت سطح برگ را نیز کاهش داده است (۱۱).

کاهش فتوسنتز در شرایط شوری ممکن است به زیادی یون Na^+ یا هر دو یون Na^+ و K^+ مربوط باشد. پژوهشهای علمی نشان داده است که افزایش یونها در واکوئل با زیادی مقدار آن در سیتوپلاسم همراه است، و این خود عامل بازدارنده برای فتوسنتز و سایر فرآیندهای سیتوپلاسمی است (۱۰). چنانچه میزان یونها عامل کاهش میزان فتوسنتز در نظر گرفته شود، مقاومت نسبی رقم شعله از نظر فتوسنتز ممکن است یک مقاومت واقعی نباشد، بلکه با توجه به اینکه میزان رشد رویشی در این رقم بیشتر از رقم اینیا-۶۶ بود، به غلظت نسبی یونها در کل گیاه نسبت داده شود و از این طریق نظریه دیگر مورد تأیید قرار گیرد که کاهش فتوسنتز تابعی است از کاهش میزان رشد رویشی

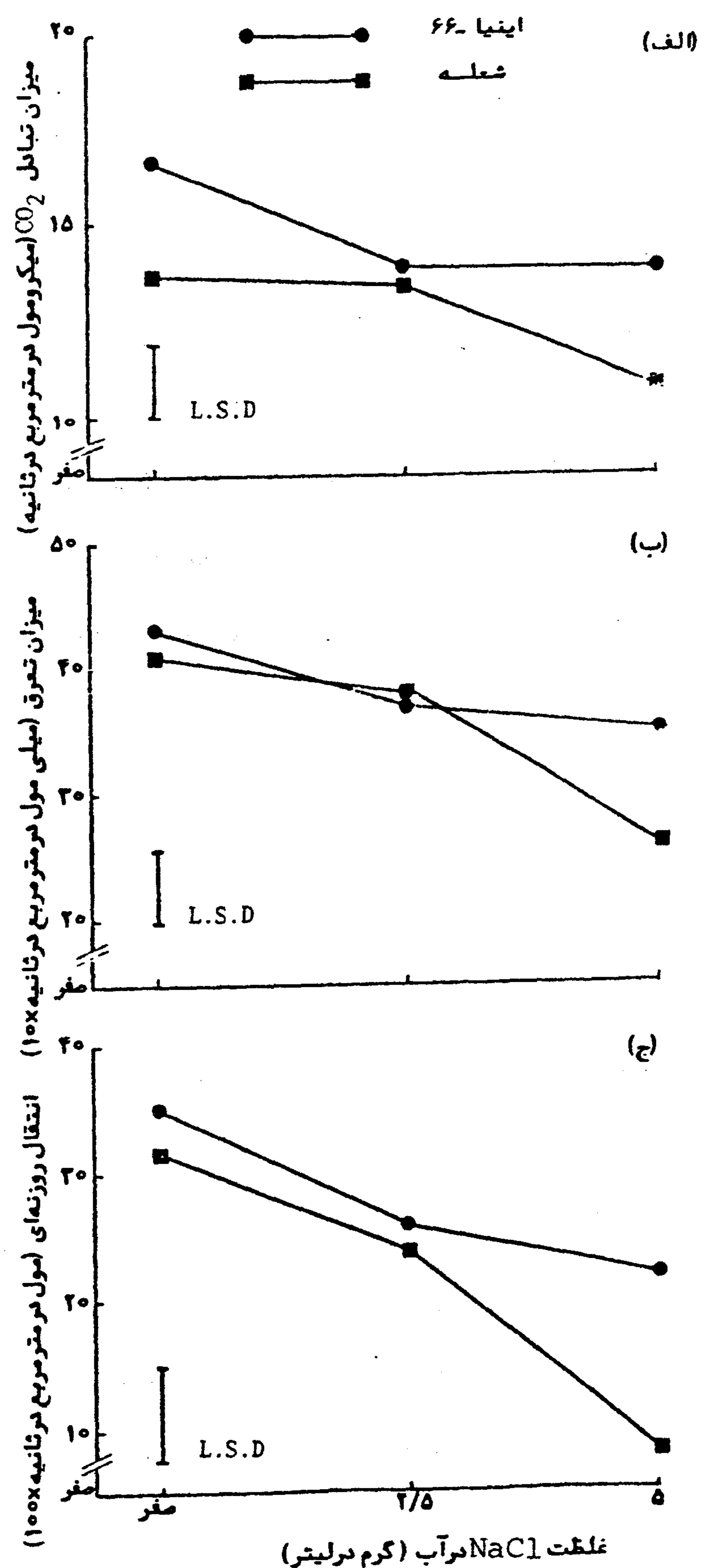
مقدار آن (۱ گرم در لیتر) شروع و بتدریج هر ۴ روز یکبار یک گرم در لیتر به غلظت نمک افزوده شد. سی و پنج روز پس از کاشت میزان کربن تبادل یافته در گیاهان با استفاده از دستگاه (Infra Red Carbon Dioxide Analyser (ADC)) مدل LCA-2 اندازه گیری شد و به عنوان شاخص میزان فتوسنتز در نظر گرفته شد. این اندازه‌گیری روی برگ پرچم متصل به گیاه زنده و در بخشی از آن که بین فواصل ۷ و ۱۲/۶ سانتیمتر نسبت به نوک برگ قرار داشت انجام شد. رقم مشاهده شده در ثانیه سی ام پس از قرار گرفتن برگ در داخل Leaf Chamber به عنوان میزان فتوسنتز ثبت شد. داده‌های یادداشت برداری شده برای هر یک از واحدهای آزمایشی میانگین ۴ اندازه‌گیری انجام شده روی برگ پرچم ۴ بوته بود. مشاهدات شامل میزان فتوسنتز و میزان انتقال روزنه‌ای در واحد سطح برگ بود. میزان تعرق برگ نیز با استفاده از سایر داده‌های دستگاه و بکارگیری فرمول معرفی شده در این زمینه محاسبه شد (۷). نتایج آزمایش مورد تجزیه واریانس قرار داده شد و برای مقایسه میانگینها از LSD استفاده گردید.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از اندازه‌گیری میزان فتوسنتز در شکل ۱- الف نشان داده شده است. همانگونه که این نتایج نشان می‌دهد دو رقم گندم در شرایط شاهد (غیر شور) از نظر میزان فتوسنتز تفاوت معنی داری با هم دارند، به طوریکه رقم اینیا-۶۶ در مقایسه با رقم شعله توانایی بیشتری نسبت به تثبیت CO_2 نشان می‌دهد. به این ترتیب این نظریه تقویت می‌شود که از نظر میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ تفاوتی

ومساحت سطح برگ.

میزان تعرق در گیاهان کاشته شده در شرایط شوری کاهش نشان داده و این کاهش در رقم شعله و در سطح S₂ معنی دار بود (شکل ۱-ب). این موضوع با ۳۰٪ کاهش تعرق گیاه جو کاشته شده در ۱۰۰ mM شوری هماهنگ



شکل ۱- اثر شوری روی فتوسنتز (الف)، تعرق (ب) و

انتقال روزنه‌ای (ج) در دو رقم گندم.

است (۸). گزارش دیگری حاکی است که تعرق بوته جوان در شوری ۶۰ mM نیز کاهش داشت و حال آنکه غلظت نمک تا حد ۴۰ mM هیچ تاثیری روی میزان تعرق آن نداشته است (۹). کاهش تعرق در شرایط تنش شوری می‌تواند مکانیسمی باشد جهت جلوگیری از هدر رفتن آب و در نتیجه جلوگیری از تشدید اثر کمبود آب، که مکانیسم آن بسته شدن نسبی روزنه‌ها است. با بسته شدن روزنه‌ها، میزان تبادل CO₂ نیز کاهش می‌یابد. تغییرات مشابه مقدار تعرق و میزان انتقال روزنه‌ای در دو رقم گندم مورد استفاده و وضعیت ظاهری روزنه آنطور که شکل ۲ نشان می‌دهد، به ویژه در شوری و سطوح بالای آن نوعی هماهنگی با میزان تثبیت کربن را نشان می‌دهد. شاید بتوان از این هماهنگی چنین استنباط کرد که مهمترین عامل در کاهش تثبیت کربن مقاومت روزنه‌ای نسبت به جریان CO₂ به داخل برگ است. اگر این استنباط صحیح باشد بخشی از گزارش مبنی بر تغییر تعداد و اندازه روزنه گیاه جو در اثر شوری (۳) مورد تأیید قرار می‌گیرد. تفاوت فاحش دو رقم گندم از نظر سه فرآیند شکل ۱ در شوری ۵ گرم در لیتر ممکن است ما را به این قضاوت وادارد که رقم اینیا ۶۶ مقاومت بیشتری نسبت به رقم شعله دارد. این تفاوت هنگامی صحیح خواهد بود که تفاوت مشاهده شده در کل گیاه مورد تأیید قرار گیرد. و حال آنکه بررسی‌های انجام شده روی پارامترهای رشد (RGR، NAR) در این دو رقم موضوع را تأیید نمی‌کند (۱۱). علت این عدم تأیید همانطور که می‌دانیم تفاوتی است که همواره بین اندازه‌گیری‌های موضعی (یک نقطه معین از گیاه) و اندازه‌گیری در کل گیاه وجود دارد. در اینجا اگر شوری متوسط (۲/۵ گرم در لیتر) را مورد توجه قرار دهیم



(ب)



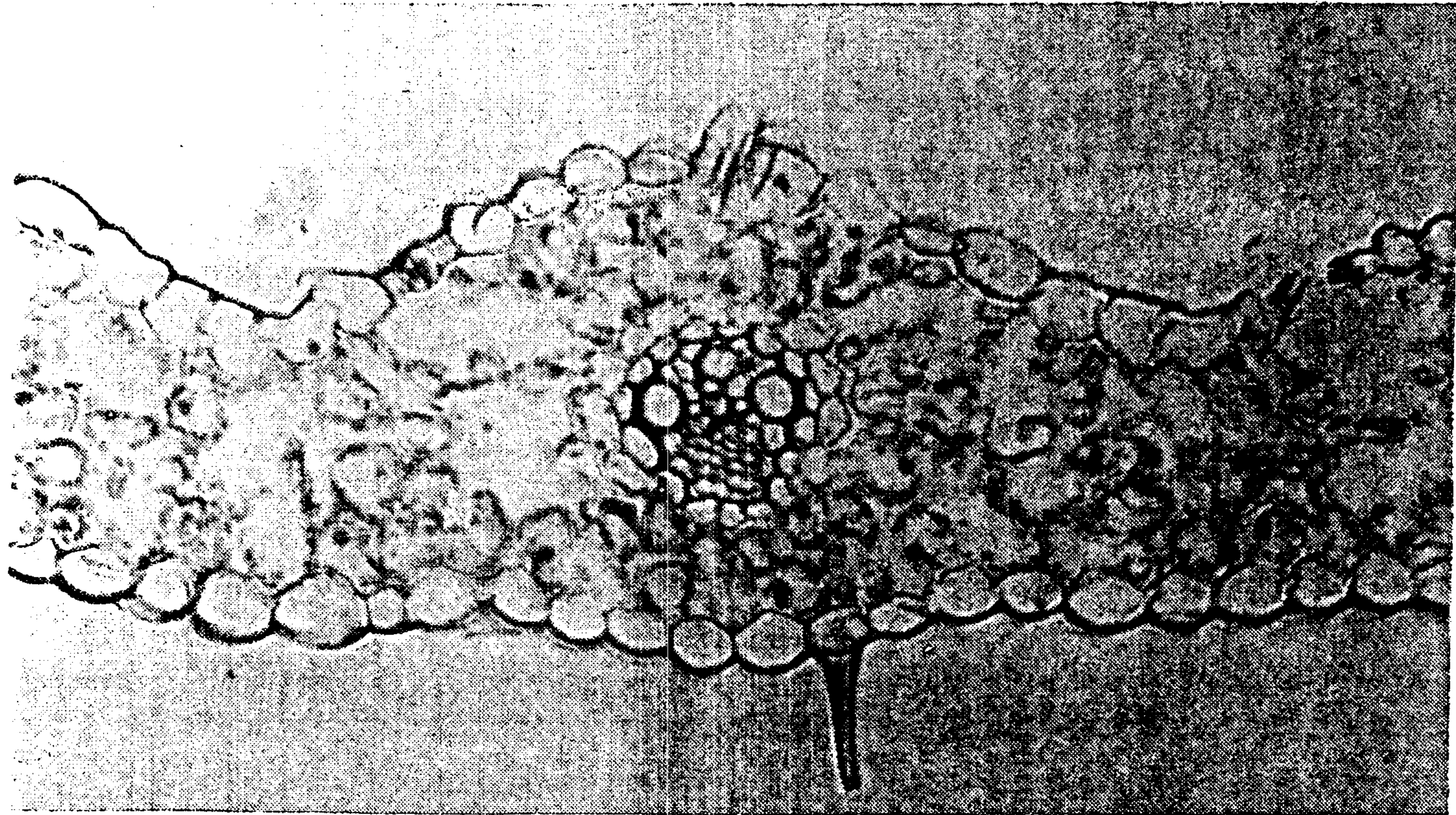
(الف)

شکل ۲- سطح خارجی روزنه برگ گندم رقم اینیا- ۶۶ در بوته شاهد (الف) و بوته تحت شرایط شوری (S_2) (ب) عکسها با استفاده از میکروسکوپ الکترونی (Scanning) تهیه شده است ($\times 2600$).

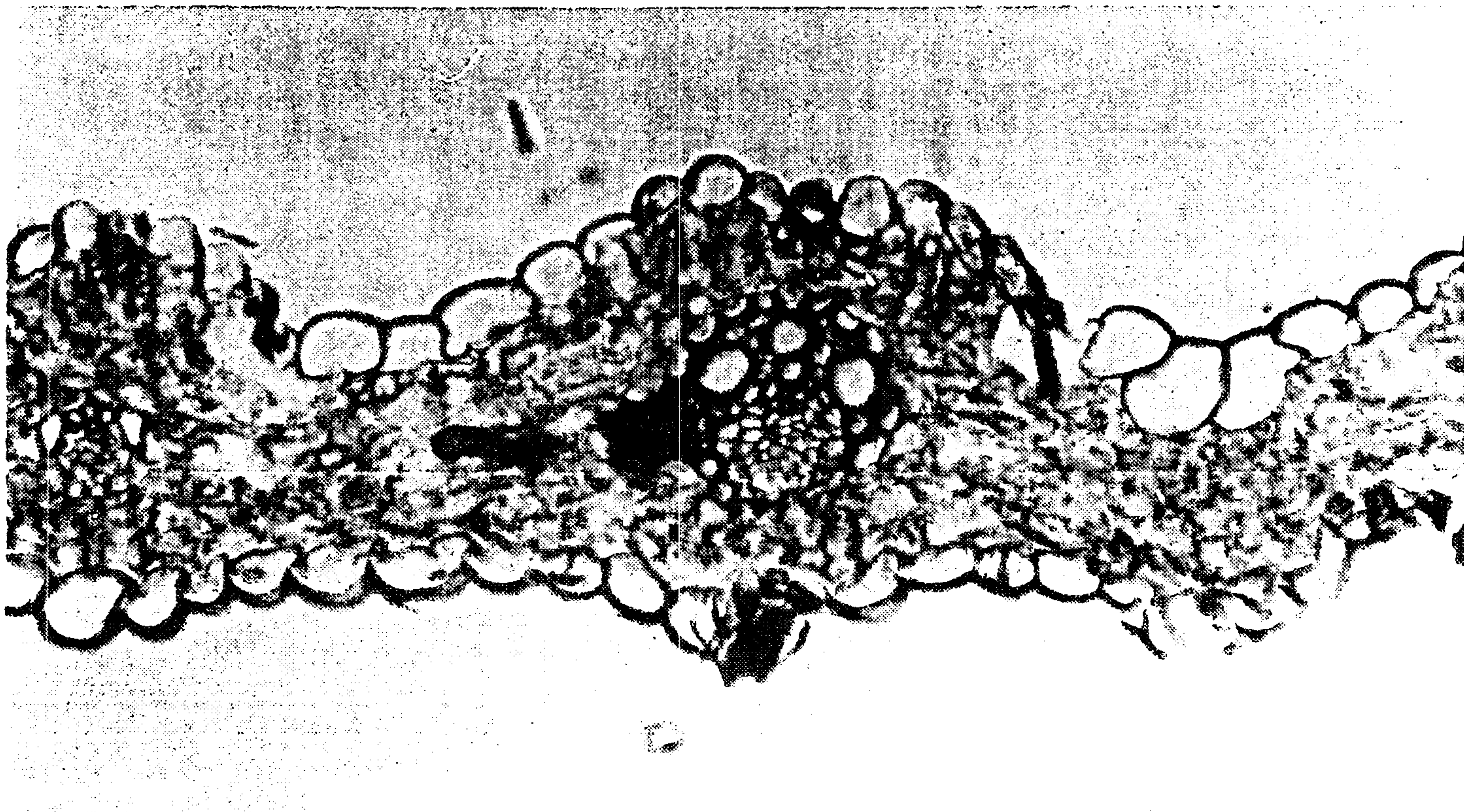
هماهنگی واکنش تعرق و جذب کربن (شکل ۱) به نظر نمی‌رسد آنطور که در بعضی گزارشها آمده است (۶)، تعرق تاثیر قابل توجهی روی جذب یونهای مسموم کننده داشته باشد. و از این طریق جذب کربن را کاهش داده باشد.

آنچه که در مورد محدودیت انتقال CO_2 جهت تثبیت در برگ مورد اشاره قرار گرفت می‌تواند تا حدی از طریق مشاهدات بافت شناسی مورد تأیید قرار گیرد. مطالعه مقطع عرضی بافت برگ رقم اینیا-۶۶ که با استفاده از میکروسکوپ نوری (شکل ۳) و میکروسکوپ الکترونی (شکل ۴) صورت گرفت بترتیب نشان داد که از یک سو شوری حجم فضای زیر روزنه و دیگر فضاهای بین سلولی را کاهش داده و از سوی دیگر

حتی ممکن است مقاومت بیشتر رقم شعله نیز قابل طرح باشد. زیرا از شرایط شاهد تا این سطح از شوری هیچ کاهشی را در میزان جذب CO_2 و میزان تعرق نپذیرفته است. این نتیجه گیری گرچه با شهرت رقم شعله به عنوان مقاوم به شوری هماهنگی دارد (۱)، به نظر می‌رسد باید با بررسیهای بیشتر مورد تأیید کامل قرار گیرد. نقش مهم یون K^+ در باز وبسته شدن روزنه بخوبی شناخته شده است (۲)، و بنابراین قابل تصور است که مکانیسم بسته شدن روزنه با کاهش نسبت K^+/Na^+ در ارتباط باشد. چنین تغییر در نسبت این دو یون در اثر شوری موضوعی است که در مطالعات انجام شده روی جنبه‌های شیمیائی دانه گندم در حال تشکیل مشاهده شده است (۱۱). با این حال با توجه به



(الف)

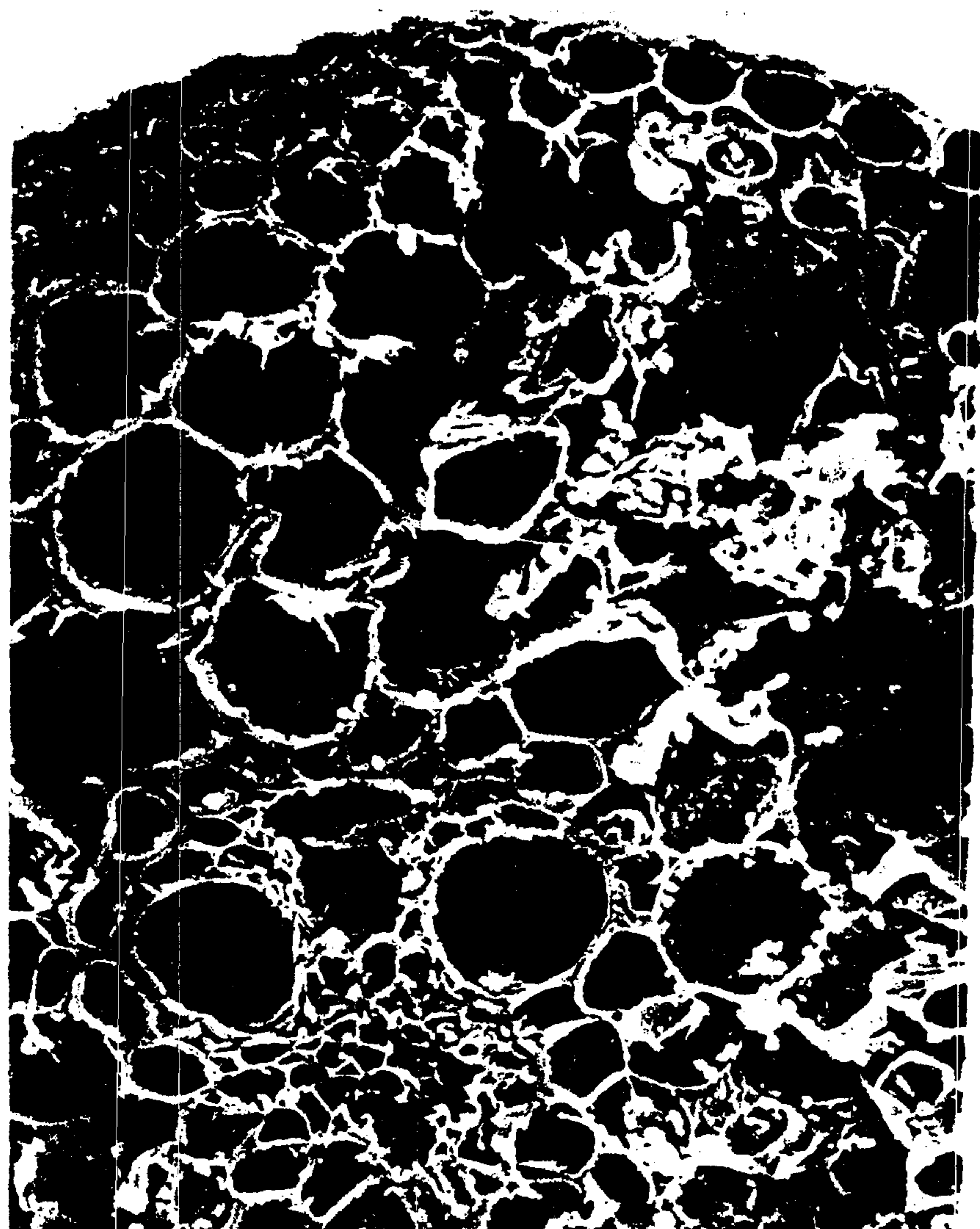


(ب)

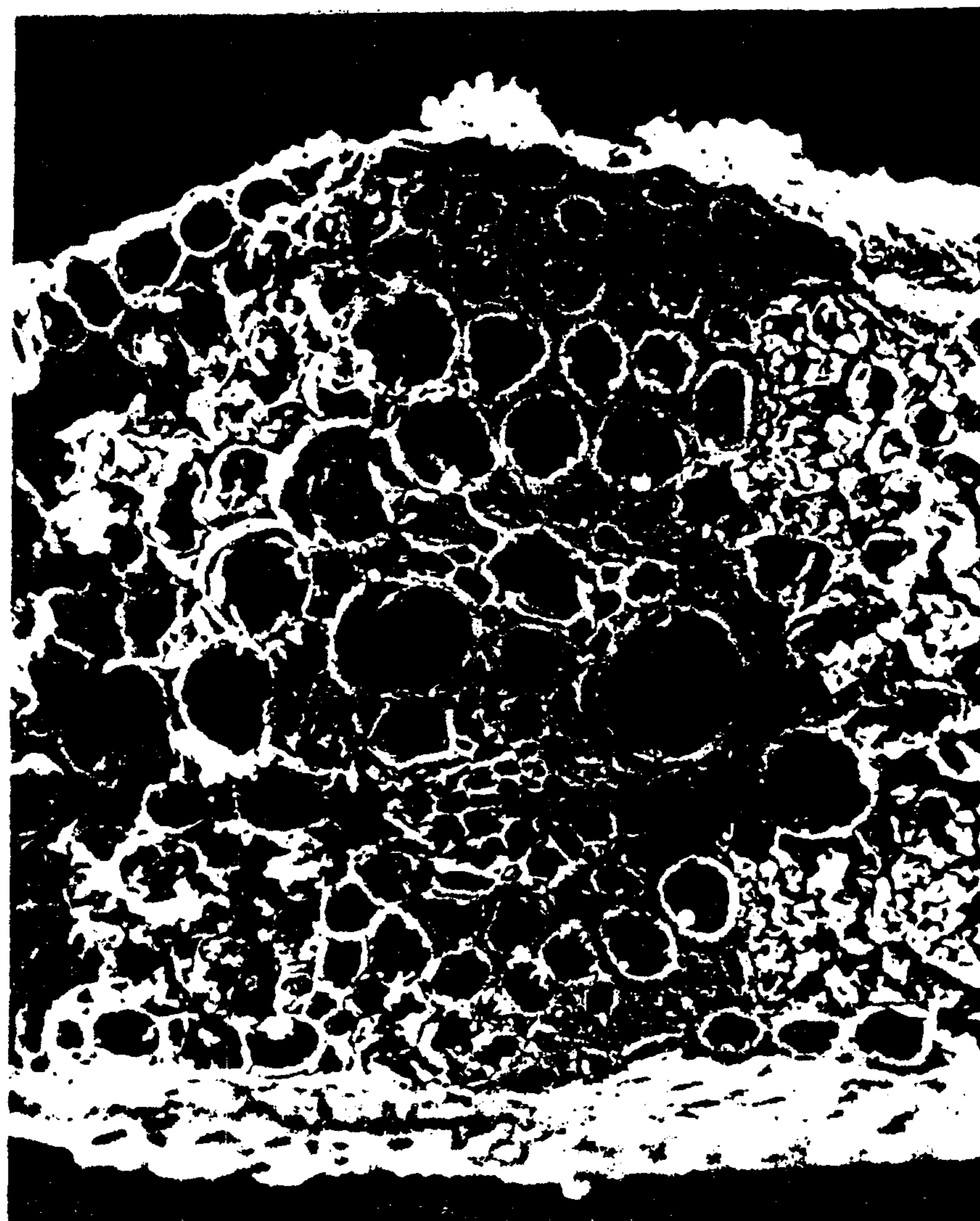
شکل ۳- مقطع عرضی برگ گندم رقم اینیا- ۶۶ کاشته شده در شرایط شاهد (الف) و شوری (S₂) (ب) با استفاده از میکروسکوپ نوری

غیرشورپسند یا کلیکوفیت قرار می‌گیرد. تغییرات میزان کربن کیری هر دو رقم مورد استفاده نشان می‌دهد که ارقام گندم می‌توانند در واکنش به شوری پتانسیلهای متفاوتی داشته باشند. این تفاوتها که از طریق میزان جذب کربن ارزیابی شده است احتمالا" به محدودیتهای انتقال CO₂ بویژه مقاومت روزنه‌ای مربوط می‌شود. به نظر می‌رسد مقاومت نسبت به انتقال CO₂ به داخل

ضخامت دیواره سلولی سلولهای مزوفیل را افزایش داده است. این هر دو عامل می‌تواند در کاهش غلظت CO₂ انتقالی به سلولهای مزوفیل موثر باشد (۱۱). با توجه به نتایج حاصل از این آزمایش می‌توان گفت شوری در حد ۵ گرم در لیتر NaCl، تمامی فرآیندهای کربن کیری، تعرق و انتقال روزنه‌ای در گندم را کاهش داده و بنابراین این گیاه در زمره گیاهان



(الف)



(ب)

شکل ۴- مقطع عرضی برگ گندم رقم اینیا-۶۶ کاشته شده در شرایط شاهد (الف) و شوری S_2 (ب) با استفاده از میکروسکوپ الکترونی (Scanning) ($575 \times$).

گیاه در شرایط شوری در رقم اینیا-۶۶ کمتر است، ولی این به معنای مقاومت بیشتر کل گیاه نسبت به شوری نیست.

REFERENCES:

مراجع مورد استفاده:

- ۱ - خدابنده، ن. ۰ ۱۳۶۹. غلات؛ انتشارات دانشگاه تهران.
- 2 - Beadle, C.L., S.P. Long, S.K. Imbamab, D.O.Hall & R.J. clembo. 1985. Photosynthesis in relation to plant production in terrestrial environments. Tuycooly publishing for UNEP, Oxford, PP. 450.
- 3 - Gale, J. 1975. Water balance and gas exchange of plants under saline conditions. In: Plant in saline environments Eds. A. Poljakoff-Mayber and J. Gale, Springer-verlag. Berlin. Heidelberg. New York. PP. 168-185.
- 4 - Gill, K.S. & S.K. Dutt. 1982. Effect of salinity on stomatal number, size and opening in barley, Hordeum vulgare genotypes. *Biologia Plantarum*. 24: 266-269.
- 5 - Greenway, H. & R. Munns. 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes, *Annual Review of Plant Physiology*. 31: 149-190.

- 6 - Jeschke, W.D. 1984. Effects of transpiration on potassium and sodium fluxes in root cells and the regulation of ion distribution between roots and shoots of barley seedlings. *Journal of Plant Physiology*. 117: 267-285.
- 7 - Long, S.P. & J.E. Hallgren. 1982. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and laboratory. In: J.Coombs, D.O. Hall, S.P. Long & J.M.O. Scurlock (Eds). *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. Pergamon Press, Oxford. PP. 62-94.
- 8 - Munns, R. 1985. Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in xylem sap flowing to shoots of NaCl-treated barley. *Journal of Experimental Botany*. 36: 1032-1042.
- 9 - Pitman, M.G. 1975. Whole plants. In: D.A. Baker & J.L. Hall (Eds). *Ion transport in plant cells and tissues*. North Holland/Elsevier. Oxford. PP. 267-308.
- 10- Pitman, M.G. 1988. Whole plants. In: *Solute transport in plant cells and tissues*. D.A. Baker & J. L. Hall (Eds). John Wiley, New York. PP. 346-391.
- 11- Poustini, K. 1990. Effect of salinity on grain filling in wheat. Ph.D. Thesis, University of London.
- 12- Robinson, S.P., w.J.S. Downton & J.A. Millhouse. 1983. Photosynthesis and ion content of leaves and isolated chloroplasts of salt-stressed spinach. *Plant Physiology*. 73: 238-242.

Photosynthetic Responses of Two Wheat Cultivars to Salinity.

k. POUSTINI and D. A. BAKER

Assistant Professor, Agronomy Department, College of Agriculture, University of Tehran and Professor of Biological Science Department, Wye College, University of London, U.K.

SUMMARY

The responses of CO₂ uptake, transpiration and stomatal conductance from two wheat cultivars, known to be tolerant (Sholeh) and intolerant (Inia-66), grown in saline conditions (0, 2.5 and 5 g/l NaCl) were measured using Infra Red Gas Analyser, in a split plot design. The results showed that with Sholeh the CO₂ uptake was reduced only at the highest level of salinity used. Parallel reductions to CO₂ uptake in transpiration and stomatal conductance in both cultivars indicate that in saline conditions the stomatal resistance to CO₂ may greatly cause reductions in Photosynthesis. Microscopic observations on leaf tissues showed that CO₂ flux may partly be limited by alterations in leaf internal structure.