مجله به‌زراعی کشاورزی، دوره ۱۱، شماره ۲، پاییز ۱۳۸۸، ص ۶۳-۴۹

اثر تنش خشکی بر خصوصیات فتوسنتزی دو گونه بارهنگ

اصغر رحیمی [۱*]، محمدرضا جهانسوز [۲]، حمید رحیمیان مشهدی [۲]، مجید پوریوسف [٤]

و شهاب مداح حسینی [۱]

تاریخ دریافت: ۸۷/۷/۹ و تاریخ پذیرش: ۸۸/۱۲/۲۲

E-mail: rahimiasg@gmail.com

چکیده

اثر تنش خشکی تدریجی به صورت قطع آبیاری به مدت چند روز متوالی و بهبود تدریجی آن بر فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و پتانسیل آب برگ دو گونه دارویی بارهنگ تخم‌مرغی[۱] و بارهنگ کتانی[۲] به صورت آزمایش فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار در دانشگاه ملبورن استرالیا در سال ۲۰۰۶ بررسی شد. تیمارها شامل دو گونه بارهنگ و پنج دوره تنش خشکی (دوره آبیاری دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز) بودند. نتایج نشان داد که سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای با اعمال تنش، به سرعت کاهش یافتند. بعد از آبیاری مجدد، سرعت بهبود فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در سطوح مختلف تنش خشکی به‌طور نسبتاً مشابهی تحت تأثیر قرار گرفتند، هرچند نتایج نشان‌دهنده توان بهبود بالاتر سرعت فتوسنتز درمقایسه با سرعت بهبود هدایت روزنه‌ای بود. گونه بارهنگ کتانی دارای هدایت مزوفیلی و سرعت بهبود هدایت روزنه‌ای بالاتری نسبت به گونه بارهنگ تخم‌مرغی بود، با این حال در گونه بارهنگ تخم‌مرغی دارای سرعت بهبود فتوسنتز بالاتری از گونه بارهنگ کتانی بود. نتایج به‌دست آمده از این تحقیق بیان‌گر همبستگی مثبت بین پتانسیل آب برگ و میزان بهبود سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای بود و همبستگی سرعت فتوسنتز با پتانسیل آب برگ، هدایت روزنه‌ای و محتوای آب نسبی بالا بود.

کلمات کلیدی: بارهنگ تخم‌مرغی، بارهنگ کتانی، تنش خشکی، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای

۱- استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ولی عصر (عج)، رفسنجان - ایران (**[*]مسئول مکاتبه**)

۲- دانشیار، گروه زراعت، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، البرز - ایران

۳- استاد، گروه زراعت، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، البرز - ایران

٤- استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، زنجان- ایران

[1] - *Plantago ovata* Forssk

[2] - *Plantago psyllium* L.

مقدمه

تنش خشکی سبب بسته شدن روزنه‌های برگ و در نتیجه کاهش انتقال CO_2 به بافت‌های مزوفیلی شده و سبب کاهش فتوسنتز گیاه می‌شود (٤ و ٥). بسته شدن روزنه‌ها واکنش اولیه گیاه به خشکی خاک است و میزان فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای را کاهش می‌دهد (١، ٤، ٥ و ٩). تأثیر تنش خشکی بر سازوکار بافت‌های مزوفیلی سبب کاهش سنتز RUBP، فعالیت رابیسکو و ظرفیت فتوسنتزی می‌شود (١، ١٢ و ١٤). در یک آزمایش در گیاه لوبیا قرمز سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق و هدایت روزنه‌ای دو روز بعد از قطع آبیاری به سرعت کاهش یافت ولی بعد از آبیاری مجدد، سرعت بهبود فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای برحسب شدت دوره تنش متفاوت بود، به نحوی که بهبود سرعت فتوسنتز بیشترین و هدایت روزنه‌ای کمترین میزان بود (١٠). در آزمایشی دیگر، روی عدس سرعت فتوسنتز در آبیاری مجدد (دو روز بعد از تنش خشکی) به سرعت بهبود یافت ولی در تنش‌های شدیدتر، این بهبود به کندی صورت گرفت (١١). نتایج این آزمایش بیان‌گر وجود همبستگی بین پتانسیل آب برگ و میزان بهبود سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق و هدایت روزنه‌ای بود (١١). تحقیقات زیادی در رابطه با ارزیابی پاسخ گیاه به تنش خشکی بر گیاهان مختلف از طریق قطع آبیاری صورت گرفته است ولی اگر نوسانات الگوی بارندگی با گرم شدن زمین بیشتر شود، این امکان وجود دارد که گیاهان به تعداد دفعات بیشتری تحت تنش خشکی قرار گیرند. گزارشاتی مبنی بر بهبود فتوسنتز بعد از رفع تنش گزارش شده است، اما درجه بهبود فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای بعد از آبیاری مجدد به طور دقیق مشخص نشده است (٧ و ١٧). چون یکی از منابع مهم تولید موسیلاژ گیاهی که مصرف عمده‌ای در صنایع مختلف دارد، دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی (بومی ایران) و بارهنگ کتانی می‌باشد، این تحقیق برای ارزیابی تغییرات خصوصیات فتوسنتزی این دو گونه در شرایط تنش تدریجی خشکی و درجه بهبود فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و هدایت مزوفیلی بعد از رفع تنش اجرا شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در مرکز JCCI[1] دانشگاه ملبورن استرالیا در مرکز DPI[2] شهر هورشام[3] استرالیا در سال ٢٠٠٦ میلادی انجام شد. بذر دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی از مرکز تحقیقات گیاهان دارویی جهاد دانشگاهی تهران تهیه شد. بذرها در گلدان‌های پلاستیکی (با ٢٥ سانتی‌متر قطر و ٣٠ سانتی‌متر طول) حاوی مخلوط ١:٤ پیت و شن، در شرایط گلخانه با دمای متوسط روزانه ^{c}٢٥-١٩ و رطوبت نسبی ٣٠ تا ٦٠ درصد کشت شدند. تغذیه گیاهان هفته‌ای یک بار به وسیله محلول غذایی نیتروسول[4] که حاوی عناصر غذایی موردنیاز گیاه بود، صورت گرفت. در مرحله چهار تا پنج برگی، چهار گیاه یکنواخت در هر گلدان حفظ و بقیه حذف شدند. تیمارهای تنش خشکی به صورت دوره آبیاری دو، چهار، شش، هشت و ١٠ روز یک بار بود. زمان شروع تیمارها هم‌زمان با شروع گل‌دهی گیاهان بود. این آزمایش به صورت فاکتوریل و با استفاده از طرح کاملاً تصادفی در چهار تکرار اجرا شد. به منظور اعمال تنش و کنترل درصد رطوبت خاک از روش وزنی استفاده گردید. میزان تغییرات رطوبت گلدان‌ها در یک دوره تنش ١٠ روزه در شکل ١ مشخص می‌باشد. برای بررسی پتانسیل آب برگ[5] در شرایط تنش خشکی و پس از آبیاری، پتانسیل آب برگ در سپیده‌دم با استفاده از دستگاه محفظه فشاری[6] و با انتخاب جوان‌ترین برگ کاملاً باز شده اندازه‌گیری شد. شکل ١ میزان آب بستر کشت را در زمان‌های مختلف نشان می‌دهد (طی ١٠ روز). میزان آب بستر کشت بعد از قطع آبیاری کاهش پیدا کرد و به

1 -Joint Center for Crop Innovation
2 -Department of Primary Industries
3 -Horsham
4 -Nitrosol
5 -Leaf water potential
6 -Pressure chamber (Model 3000, Soil moisture, Sanata Barbara, CA)

حدود ۳۰ درصد ظرفیت مزرعه[1] در روز دهم رسید. میزان آب بستر کشت برای تیمار شاهد حدود ۸۰ تا ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه بود.

محتوای آب نسبی برگ[2] در هنگام اعمال تنش و یک روز بعد از رفع تنش در هر یک از سطوح تنش خشکی در مرحله گل‌دهی اندازه‌گیری شد. تبادلات گازی در پنج نوبت دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز پس از قطع آبیاری با چهار تکرار و برای بررسی روند بهبود تنش نیز در پنج نوبت (رفع تنش پس از دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز قطع آبیاری) با چهار تکرار در هر مورد با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری کننده فتوسنتز مدل لایکور[3] اندازه‌گیری شد. به همین منظور، قسمت میانی برگ در داخل اتاقک شیشه‌ای دستگاه قرار داده شد و اعداد مربوطه بعد از ٦۰ ثانیه ثبت شدند. اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۱۰ تا ۱۳ و در شدت نور معادل ۱۰۰۰ تا ۱۲۰۰ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه و فشار جزئی ۳٤ مگاپاسگال CO_2 (معادل ۳٤۰ میکرومول CO_2 در هوا) صورت گرفت. این میزان نور با استفاده از منبع نوری LED موجود در دستگاه فتوسنتزمتر تأمین شد (۱۳). به منظور تفکیک عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای محدودکننده فتوسنتز، تغییرات سرعت فتوسنتز با هدایت روزنه‌ای مورد بررسی قرار گرفت (۲۰). بعد از تعیین محتوای آب نسبی در دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز بعد از قطع آبیاری، روند تغییرات این صفت نیز با خصوصیات فتوسنتزی در طی دوره تنش مورد بررسی قرار گرفت و هدایت مزوفیلی (میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه) از تقسیم کردن میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ به غلظت دی‌اکسیدکربن درون سلولی به دست آمد (٦ و ١٦).

محاسبات آماری

پیش از هر گونه اقدام جهت انجام محاسبات آماری بر روی داده‌ها، نخست با استفاده از نرم‌افزار Minitab نرمال بودن داده‌ها مورد ارزیابی قرار گرفت و آزمون همگنی واریانس‌ها بر روی داده‌ها انجام گرفت. محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزارهای SAS انجام گرفت. میانگین صفات مورد مطالعه با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح پنج درصد مورد مقایسه قرار گرفتند و در نهایت ضرایب همبستگی ساده بین صفات به روش پیرسون تعیین گردید.

نتایج و بحث

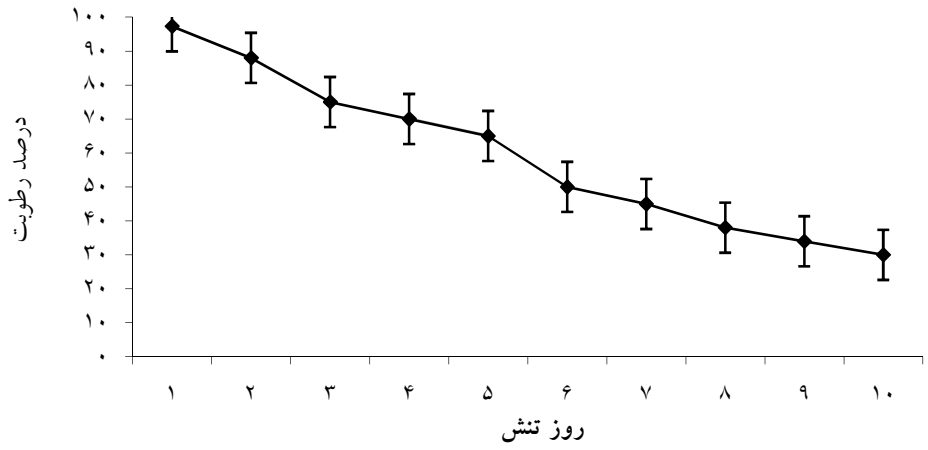
پتانسیل آب برگ

اثر تنش بر پتانسیل آب برگ معنی‌دار بود ($\alpha<۰/۰۵$) و میانگین آن در پنج روز اول پس از قطع آبیاری از ۰/۷- تا ۱- مگاپاسکال ثابت ماند. سپس در روز هشتم به ۱/٦- و ۲- مگاپاسکال برای گونه بارهنگ کتانی و تخم‌مرغی و در روز دهم به ۲/۳- و ۲/۸- مگاپاسکال به‌ترتیب برای گونه بارهنگ کتانی و تخم‌مرغی رسید (جدول ۱ و شکل ۲). هر دو گونه رطوبت برگ خود را تا پنج روز حتی در میزان آب خاک ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه ثابت نگه داشتند (شکل ۱). پتانسیل آب برگ در هر دو گونه تا چهار روز بعد از قطع آبیاری روند کاهشی شبیه هم داشت ولی پس از آن، پتانسیل آب برگ در گونه بارهنگ تخم‌مرغی در مقایسه با گونه بارهنگ کتانی با شدت بیشتری کاهش یافت (شکل ۲).

محتوای آب نسبی برگ

اثر تنش بر محتوای آب نسبی برگ معنی‌دار بود ($\alpha< ۰/۰۵$). روند تغییرات محتوای آب نسبی برگ در دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی و کتانی در طی دوره تنش خشکی مشابه بود (شکل ۳). با افزایش شدت تنش محتوای آب نسبی هر دو گونه کاهش یافت، هرچند با افزایش شدت تنش درصد کاهش محتوای آب نسبی در گونه بارهنگ کتانی درمقایسه با گونه دیگر بیشتر بود ولی این اختلاف بین روزهای هفت تا ۱۰ روز بعد از قطع آبیاری ناچیز بود.

1 -Field capacity
2 - Leaf relative water content
3 - Photosynthesis meter Model Licor. LI-6400, LI-Cor, INC. USA

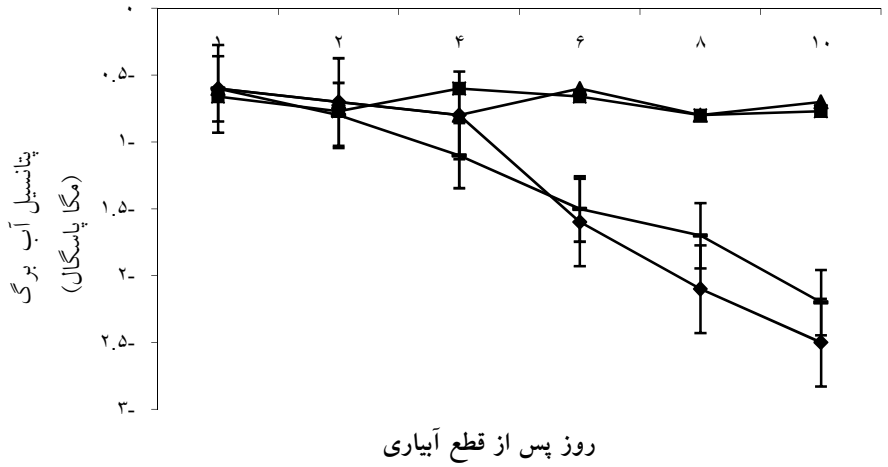


شکل ۱ - میزان رطوبت خاک برحسب درصد ظرفیت مزرعه (FC%) در سطوح مختلف قطع آبیاری هر دو گونه (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).

جدول ۱ - مقایسه میانگین اثر سطوح مختلف آبیاری و گونه بر خصوصیات فتوسنتزی دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی.

تیمارها		پتانسیل آب برگ (مگاپاسگال)	سرعت فتوسنتز (میکرومول Co_2 در مترمربع بر ثانیه)	هدایت روزنه‌ای (مول آب در مترمربع در ثانیه)	سرعت تعرق (میلی‌مول آب در مترمربع در ثانیه)	هدایت مزوفیلی (مول آب در مترمربع در ثانیه)	محتوای آب نسبی (درصد)
سطوح آبیاری	۲ روز قطع آبیاری	-۰/۷۷±۰/۰۶ d	۱۹/۰±۱/۶ a	۰/۱۱±۰/۰۷ a	۳/۱±۱/۱۰ a	۰/۱۲±۰/۰۵ a	۸۹±۲/۳ a
	٤ روز قطع آبیاری	-۰/۹۷± ۱/۱۰ d	۱۱/۰±۲/۳ b	۰/۰۷±۰/۰۱ b	۱/٦±۰/۵۹ b	۰/۰۹±۰/۰٦ b	۷۵±۳/۲ b
	٦ روز قطع آبیاری	-۱/۵۹± ۱/۱٦ c	۵/۵±۱/۸ c	۰/۰۵±۰/۰۲ b	۱/۰±۰/۰۸ c	۰/۰٦±۰/۰۳ c	٦٤±۱/۲ c
	۸ روز قطع آبیاری	-۱/۹٤±۰/۸۵ b	۳/٤±۰/۹ cd	۰/۰۳±۰/۰۱ c	۰/۸±۰/۸۳ d	۰/۰٤±۰/۰۱ cd	٦۰±۱/۸ d
	۱۰ روز قطع آبیاری	-۲/٤۱±۰/٦۹ a	۱/۸±۰/۸ c	۰/۰۲±۰/۰٤ c	۰/۵±۰/۷۹ e	۰/۰۳±/۰۱ d	۵۷±۲/۹ d
گونه	بارهنگ تخم‌مرغی	-۱/٤±۰/۰۹ a	۹/۳±۱/۹ a	۰/۰٦±۰/۰۳ a	۱/٤±۰/۰۸ a	۰/۰٦±۰/۰۲ a	۷۲±۰/۹ a
	بارهنگ کتانی	-۱/۵±۰/٦٦ a	۷/٤±۲/۱ b	۰/۰۵±۰/۰۲ a	۱/۵±۰/۲۰ a	۰/۰۷±۰/۰٦ a	٦٦±۱/٦ b

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون برای هر تیمار، از نظر آماری اختلاف معنی‌دار ندارند.



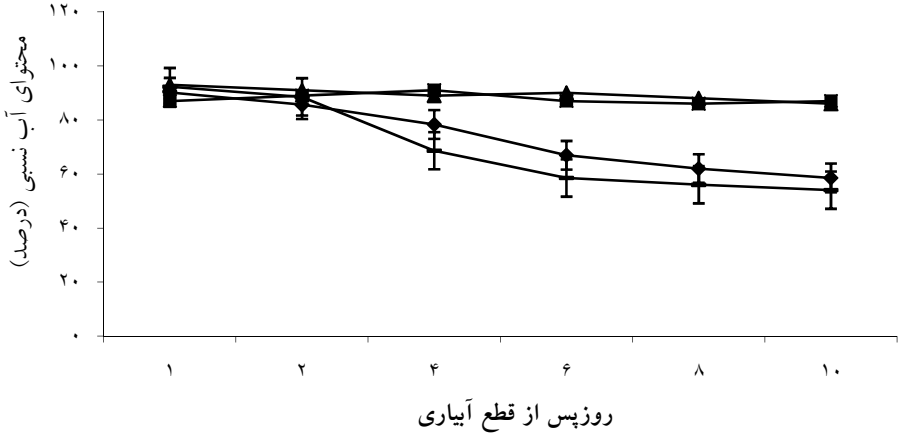
شکل ۲ - اثر سطوح مختلف تنش خشکی روی پتانسیل آب برگ دو گونه بارهنگ تخم مرغی و بارهنگ کتانی. هر نقطه میانگین چهار اندازه‌گیری در هر تیمار قطع آبیاری می‌باشد (به‌ترتیب دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز قطع آبیاری). ♦ تیمار تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ▬ تیمار تنش خشکی در بارهنگ کتانی، ▲ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ■ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ کتانی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).

محتوای آب نسبی در هشت روز بعد از قطع آبیاری به ٦٠ درصد رسید. با کاهش درصد رطوبت خاک و کاهش پتانسیل آب برگ در اثر افزایش شدت تنش خشکی، محتوای آب نسبی برگ نیز روند کاهشی را نشان داد (شکل‌های ۱، ۲ و ۳). هرچند شدت کاهش در محتوای آب نسبی در گونه بارهنگ کتانی برخلاف پتانسیل آب برگ آن، بیشتر از گونه بارهنگ تخم‌مرغی می‌باشد و از آنجا که گزارشات زیادی مبنی بر رابطه مستقیم بین محتوای آب نسبی و مقاومت به خشکی وجود دارد، می‌توان نتیجه گرفت که گونه بارهنگ تخم‌مرغی احتمالاً توانایی تنظیم روابط آبی درون سلولی بالاتری را در مقایسه با گونه بارهنگ کتانی در شرایط تنش خشکی دارد (١٦). در این بررسی، تفاوت محتوای آب نسبی گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی حدود ۱۰ درصد بود (جدول ۱ و شکل ۳). همچنین دیگر نتایج نشان می‌دهد که حفظ محتوای آب نسبی بالا ممکن است با تحمل به خشکی مرتبط نباشد و اختلاف در محتوای آب نسبی ممکن است ناشی از تفاوت در الاستیسیته دیواره سلولی نیز باشد (١٤). باتوجه به این‌که دیواره سلولی ارقام مقاوم نسبت به ارقام حساس سخت‌تر می‌باشد، بنابراین محتوای آب نسبی رقم مقاوم در پتانسیل تورژسانس صفر بیش از رقم حساس است و درنتیجه در رقم مقاوم اختلاف پتانسیل لازم بین برگ و خاک جهت جذب آب از خاک خشک، به تعرق کمتری نیاز دارد (١١). گزارش شده است که محتوای آب نسبی بالا یک مکانیزم مقاومت به خشکی است تا فرار از خشکی و اعتقاد بر این است که محتوای آب نسبی بالا، نتیجه تنظیم اسمزی بیشتر با کشش کمتر بافت می‌باشد (١٦).

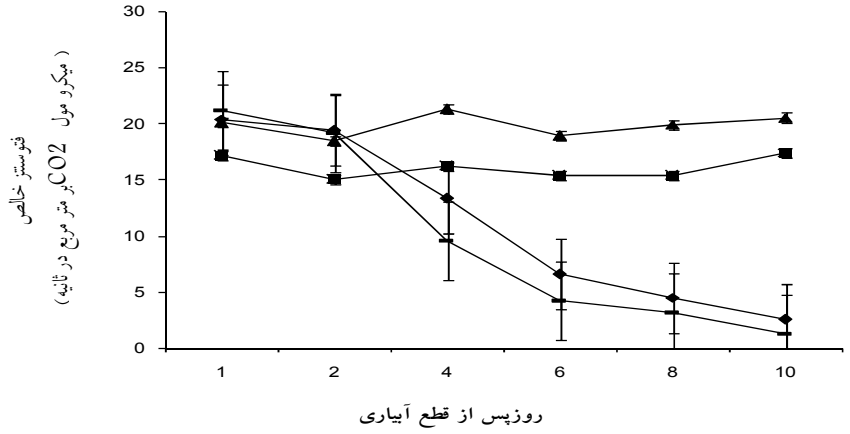
اثر خشکی بر سرعت فتوسنتز

سرعت فتوسنتز در هر دو گونه به شدت تحت تأثیر قطع آبیاری قرار گرفت، به‌طوری‌که سرعت فتوسنتز از ۱۹ میکرومول CO_2 بر مترمربع در ثانیه در دو روز پس از قطع آبیاری به ۱۱ و ۵/۵ به‌ترتیب در چهار و شش روز پس از قطع آبیاری رسید که به‌ترتیب معادل ٤٢ و ٧٦ درصد کاهش در میزان فتوسنتز خالص می‌باشد (جدول ۱). این روند کاهشی در گونه بارهنگ تخم‌مرغی در مجموع در مقایسه با گونه بارهنگ کتانی شرایط مشابهی را تجربه کرد. سرعت فتوسنتز با افزایش شدت تنش در گونه بارهنگ کتانی با شدت بیشتری نسبت به گونه بارهنگ تخم‌مرغی کاهش یافت، به‌طوری‌که در روز ششم بعد از آبیاری، سرعت فتوسنتز در گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی به‌ترتیب برابر ٦/٦ و ٤/٢ میکرومول CO_2 بر مترمربع در ثانیه بود که به‌ترتیب

معادل ٦٨ و ٨٤ درصد کاهش سرعت فتوسنتز در گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی نسبت به شاهد می‌باشد ولی این تفاوت بین روزهای شش، هشت و ۱۰ روز تنش ممتد خشکی چندان محسوس نبود (شکل ٤). به‌طورکلی می‌توان گفت شیب کاهش سرعت فتوسنتز در گونه بارهنگ کتانی در شرایط تنش خشکی بیشتر از گونه بارهنگ تخم‌مرغی می‌باشد، این نتایج بیان‌گر این موضوع است که گونه بارهنگ تخم‌مرغی، در پتانسیل آب برگ منفی‌تر در شرایط یکسان، سرعت فتوسنتز خود را در مقادیر بالاتری حفظ می‌کند. باتوجه به این‌که پتانسیل آب برگ تا روز چهارم تغییر معنی‌داری نسبت به شاهد در هر دو گونه نداشت که بیان‌گر عدم ارتباط پتانسیل آب برگ در روزهای اولیه تنش با فتوسنتز خالص برگ در این دو گونه می‌باشد (شکل‌های ۲ و ٤). همچنین گزارش شده است که وقتی تنش خشکی در مرحله زایشی گندم اعمال شود، سرعت فتوسنتز تا چهار روز بعد از قطع آبیاری ثابت خواهد ماند و بعد از آن، با شیب تندی نسبت به شاهد، کاهش می‌یابد و از طرفی در آزمایش دیگری مشاهده شده است که سرعت فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای یک روز بعد از قطع آبیاری در گندم بدون تغییر باقی مانده اما از روز دوم بعد از اعمال تنش به سرعت کاهش یافته است (۱).



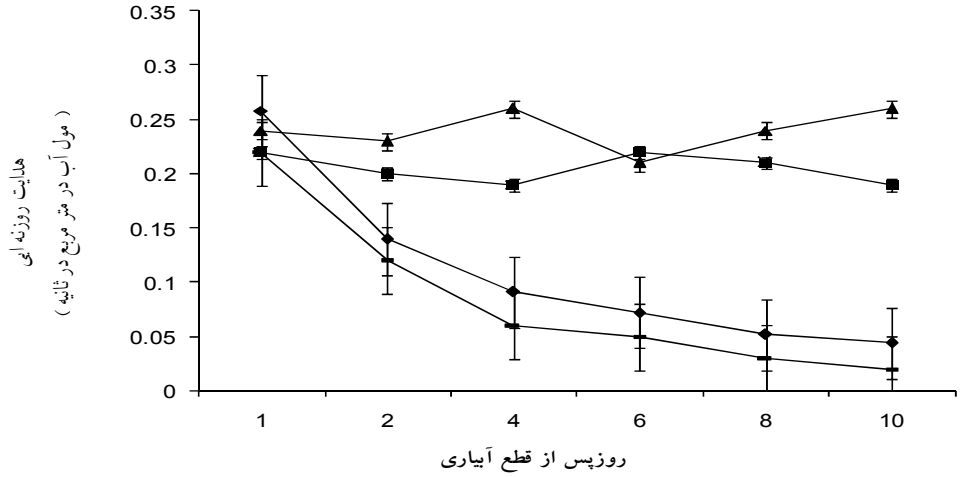
شکل ۳ - اثر سطوح مختلف تنش خشکی روی محتوای آب نسبی دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی. هر نقطه میانگین چهار اندازه‌گیری در هر تیمار قطع آبیاری می‌باشد (به‌ترتیب دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز قطع آبیاری). ♦ تیمار تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ▬ تیمار تنش خشکی در بارهنگ کتانی، ▲ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ■ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ کتانی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).



شکل ٤ - اثر سطوح مختلف تنش خشکی روی تغییرات فتوسنتز خالص در دوگونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی. هر نقطه میانگین چهار اندازه‌گیری در هر تیمار قطع آبیاری می‌باشد (به‌ترتیب دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز قطع آبیاری). ♦ تیمار تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ▬ تیمار تنش خشکی در بارهنگ کتانی، ▲ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ■ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ کتانی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).

هدایت روزنه‌ای

هدایت روزنه‌ای از ۰/۱۱ مول آب در مترمربع در ثانیه در دو روز پس از آبیاری به ۰/۰٦ و ۰/۰۵ مول آب در مترمربع در ثانیه در قطع آبیاری تا روز چهارم و ششم بعد از آبیاری که به‌ترتیب معادل کاهش ٤۸ و ۵۵ درصدی در میزان هدایت روزنه‌ای می‌باشد، رسید و از طرفی بین گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی از نظر میزان هدایت روزنه‌ای اختلاف معنی‌دار وجود نداشت (جدول ۱). برخلاف سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای در هر دو گونه از یک روز بعد از آبیاری با وجود عدم کاهش معنی‌دار در پتانسیل آب برگ و محتوای آب نسبی شروع به کاهش کرد (شکل‌های ۲، ۳ و ۵). کاهش هدایت روزنه‌ای در گونه بارهنگ تخم‌مرغی در روزهای دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز بعد از آبیاری، به‌ترتیب برابر ٤۸، ٦۳، ۷۱، ۷۵ و ۷۷ درصد و در گونه بارهنگ کتانی نیز به‌ترتیب برابر ٤۱، ٦۹، ۷۱، ۷۵ و ۸۵ درصد بود. همان‌طورکه ملاحظه می‌شود، درصد کاهش هدایت روزنه‌ای با افزایش شدت تنش در گونه بارهنگ کتانی نسبت به گونه بارهنگ تخم‌مرغی با شدت بیشتری کاهش یافت. در این رابطه، در گزارشات دیگری مبنی بر حساسیت کمتر فتوسنتز به تنش نسبت به هدایت روزنه‌ای وجود دارد (۱). اصولاً هدایت روزنه‌ای، که معیاری از باز بودن روزنه‌ها می‌باشد، پس از گذشت چند روز از تیمار تنش کاهش می‌یابد، درحالی‌که هنوز تغییر چندانی در پتانسیل آب برگ به‌وجود نیامده است. با اعمال تنش ابتدا هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد و سپس محتوای آب نسبی و فتوسنتز شروع به کاهش می‌کند و کاهش شدید هدایت روزنه‌ای با تغییر جزیی محتوای آب نسبی می‌تواند بیان‌گر آن باشد که احتمالاً پیغام‌های ارسالی از ریشه در شرایط تنش خشکی، عامل بسته شدن روزنه و کاهش فتوسنتز می‌باشد این پیغام شیمیایی احتمالاً همان ABA می‌باشد (٦ و ١٦).



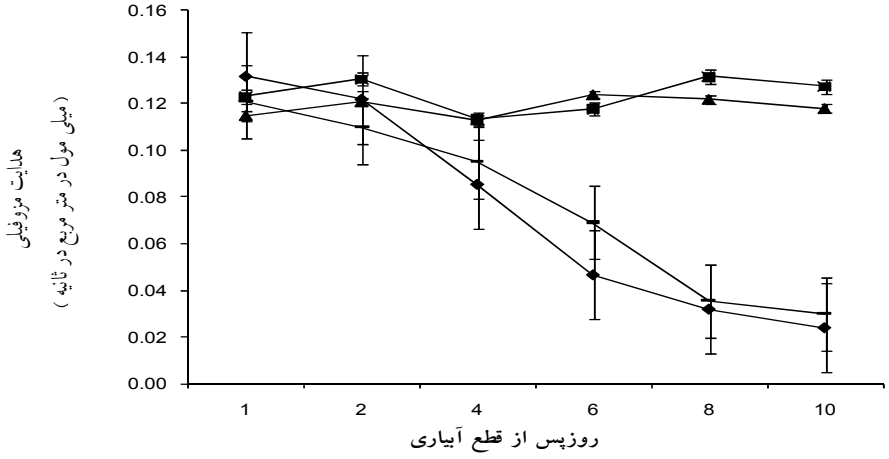
شکل ۵ - اثر سطوح مختلف تنش خشکی روی تغییرات هدایت روزنه‌ای دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی. هر نقطه میانگین چهار اندازه‌گیری در هر تیمار قطع آبیاری می‌باشد (به‌ترتیب دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز قطع آبیاری). ♦ تیمار تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ▬ تیمار تنش خشکی در بارهنگ کتانی، ▲ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ■ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ کتانی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).

کارایی سلول‌های مزوفیلی

مجموعه سازوکارهای درونی برگ را که به فراوری دی‌اکسیدکربن می‌انجامد، هدایت مزوفیلی نامیده‌اند (٦). هدایت مزوفیلی از تقسیم کردن مقدار فتوسنتز بر غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای به‌دست می‌آید. هدایت مزوفیلی تا دو روز بعد از آبیاری نسبت به کنترل، تغییر معنی‌داری را نشان نداد ولی با افزایش شدت تنش، هدایت مزوفیلی به طور معنی‌داری نسبت به شاهد کاهش پیدا کرد. اگرچه شدت کاهش با افزایش شدت تنش، به‌تدریج کاهش یافت به‌طوری‌که هدایت مزوفیلی در هشت و ۱۰ روز بعد از قطع آبیاری با هم اختلاف معنی‌دار نداشتند (جدول ۱ و شکل ٦). درصد کاهش هدایت مزوفیلی در گونه بارهنگ تخم‌مرغی در روزهای دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز بعد از قطع آبیاری به‌ترتیب هشت، ٣٤، ٦٣، ۷۵ و ٨٤ درصد و در گونه بارهنگ کتانی نه، ۱۵، ۳۲، ۳۸ و ۵۵ درصد بود که نشان می‌دهد گونه بارهنگ تخم‌مرغی از نظر هدایت مزوفیلی، برخلاف هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز، حساسیت بیشتری به افزایش شدت تنش خشکی نسبت به گونه بارهنگ کتانی دارد. گزارش شده است که در تنش شدید کاهش فتوسنتز به‌واسطه کاهش فعالیت کلروپلاست است نه مقاومت روزنه‌ای، بنابراین به نظر می‌رسد در شرایط تنش شدید خشکی، کاهش سرعت فتوسنتز در گونه بارهنگ تخم‌مرغی درمقایسه با گونه بارهنگ کتانی، بیشتر تحت تأثیر عوامل غیرروزنه‌ای است تا عوامل روزنه‌ای (۳). برخی محققین معتقدند که بسته شدن روزنه‌ها و خسارت به چرخه کالوین دلیل اصلی کاهش فتوسنتز در شرایط خشکی است و برخی گزارش کردند که در شرایط تنش آبی ملایم و کوتاه مدت، بسته شدن روزنه‌ها، فتوسنتز را کاهش می‌دهد و در مراحل شدیدتر تنش خشکی عوامل غیرروزنه‌ای نیز مزید بر علت می‌شوند (۱ و ١٤).

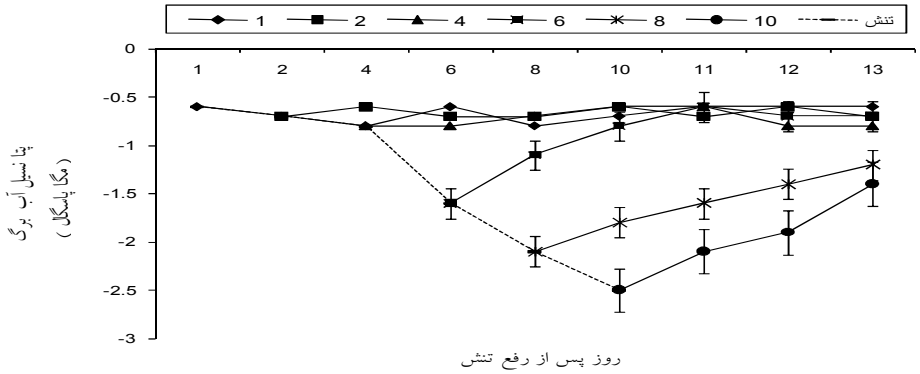
سرعت بهبود پتانسیل آب برگ

در گونه بارهنگ تخم‌مرغی پتانسیل آب برگ که تا ۱/۵- مگاپاسکال در شش روز پس از آبیاری پایین آمده بود، پس از رفع تنش، به پتانسیل آب برگ در شرایط شاهد بازگشت ولی در تنش‌های شدیدتر (قطع آبیاری به مدت هشت تا ۱۰ روز)، پتانسیل آب برگ نتوانست به حالت اولیه خود بازگردد و نسبت به پتانسیل آب برگ در شرایط شاهد، در سطح پایین‌تری قرار گرفت، به‌طوری‌که بهبود پتانسیل آب برگ در تیمار قطع آبیاری تا هشت و ۱۰ روز به‌ترتیب تا ۳۳ و ۳۰ درصد نسبت به پتانسیل آب برگ در شرایط شاهد بهبود نشان داد (شکل ۷).

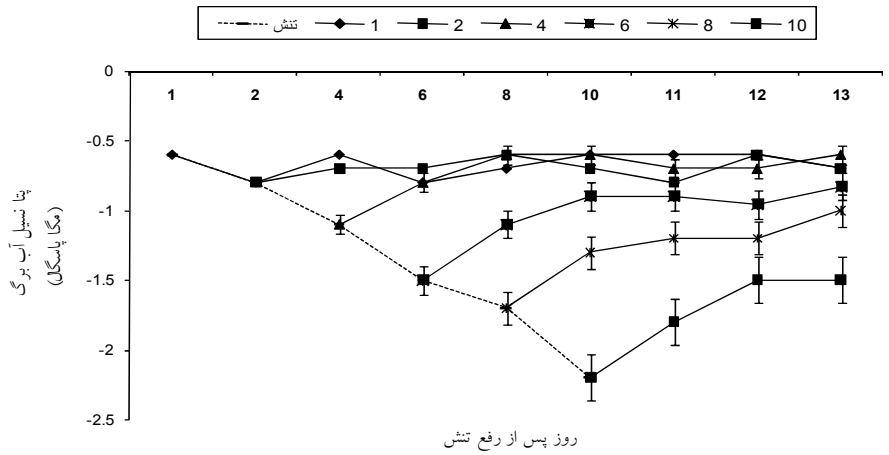


شکل ٦ - اثر سطوح مختلف تنش خشکی روی تغییرات هدایت مزوفیلی در دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی. هر نقطه میانگین چهار اندازه‌گیری در هر تیمار قطع آبیاری می‌باشد (به‌ترتیب دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز قطع آبیاری). ♦ تیمار تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ▬ تیمار تنش خشکی در بارهنگ کتانی، ▲ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ تخم‌مرغی، ■ شاهد بدون تنش خشکی در بارهنگ کتانی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).

در گونه بارهنگ کتانی میزان بهبود پتانسیل آب برگ نسبت به بارهنگ تخم‌مرغی بیشتر تحت تأثیر قرار گرفت، به‌طوری‌که پتانسیل آب برگ کاهش یافته تا سطح ۱/٦- مگاپاسکال در روز ششم آبیاری، نتوانست به سطح شاهد باز گردد و در سطوح بالاتر تنش نیز (هشت و ۱۰ روز قطع آبیاری)، پتانسیل آب برگ پس از رفع تنش به سطح شاهد بازنگشت و بهبود آن به‌ترتیب ٤۰ و ۲٤ درصد نسبت به شاهد بدون تنش بود (شکل ۸). نتایج بیان‌گر آن است که در شرایط تنش شدید، خسارت اندامک‌های فتوسنتزی در گونه بارهنگ کتانی درمقایسه با گونه بارهنگ تخم‌مرغی بیشتر است.



شکل ۷ - سرعت بهبود پتانسیل آب برگ بعد از آبیاری مجدد سطوح مختلف قطع آبیاری درگونه بارهنگ تخم‌مرغی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).



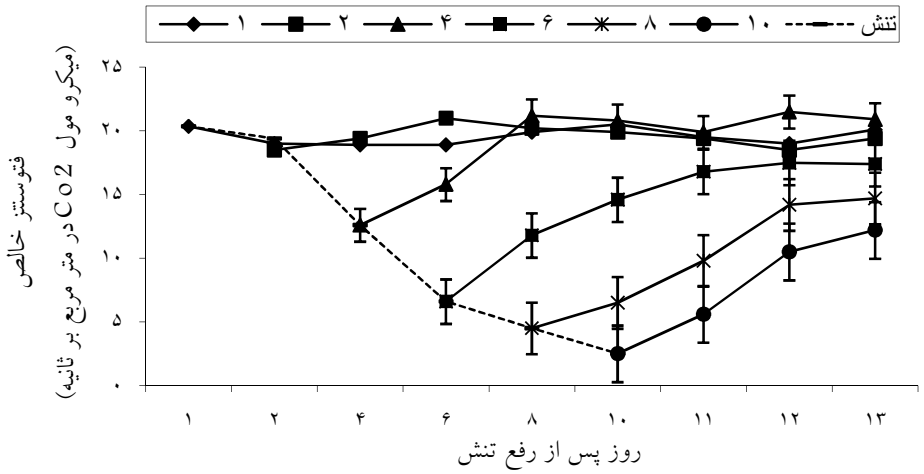
شکل ۸ – سرعت بهبود پتانسیل آب برگ بعد از آبیاری مجدد سطوح مختلف قطع آبیاری در گونه بارهنگ کتانی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).

بهبود سرعت فتوسنتز بعد از رفع تنش

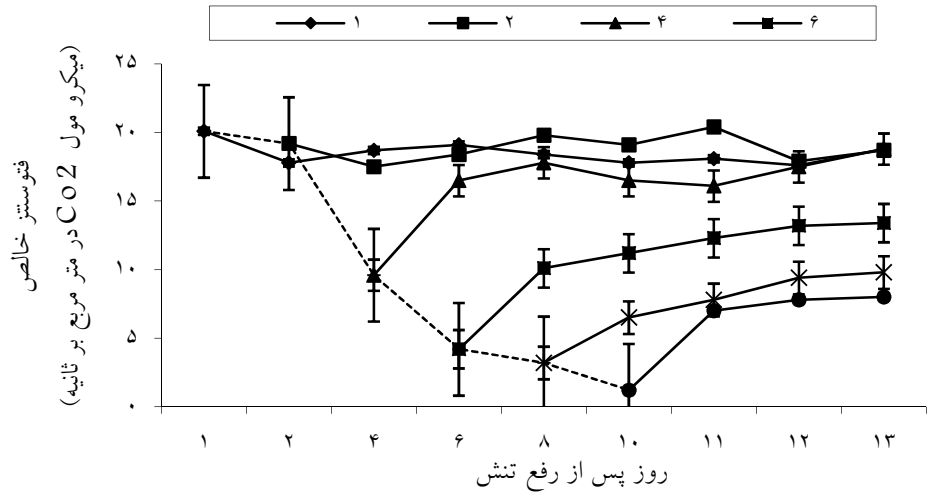
بعد از آبیاری مجدد، میزان بهبود فتوسنتز در تیمار رفع تنش بعد از چهار روز در گونه بارهنگ کتانی و در گونه بارهنگ تخم‌مرغی تا شش روز، ۱۰۰ درصد بود، ولی با افزایش شدت تنش خشکی میزان بهبود فتوسنتز در هر دو گونه کاهش یافت که این کاهش در گونه بارهنگ کتانی بیش از گونه بارهنگ تخم‌مرغی بود. با افزایش شدت تنش در هر دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی، سرعت بهبود فتوسنتز کندتر می‌شود (شکل‌های ۹ و ۱۰). در تیمار قطع آبیاری ۱۰ روزه، فتوسنتز خالص در هر دو گونه تا ۸۵ درصد کاهش یافت و میزان بهبود فتوسنتز در گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی بعد از رفع تنش در این تیمار به‌ترتیب ٤٠ و ۳۰ درصد بود که نشان‌دهنده صدمه بر اندامک‌های فتوسنتزی در اثر تنش خشکی می‌باشد. گزارشات در مورد گندم نشان داد زمانی که آبیاری مجدد دو تا سه روز بعد اعمال تنش خشکی صورت گرفت، هدایت روزنه‌ای، سرعت فتوسنتز و تعرق آنها به سطح گیاهان کنترل رسید. ولی وقتی آبیاری مجدد هفت روز بعد از قطع آبیاری صورت گرفت، سرعت فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای فقط به نصف این کمیت‌ها در شرایط شاهد بهبود یافت (٦). در آزمایشی چنین گزارش شده که وقتی آبیاری مجدد ۱۰ روز بعد از اعمال تنش خشکی در گندم صورت گیرد، فتوسنتز بهبود نمی‌یابد (۹). به نظر می‌رسد عامل اصلی بهبود ناقص یا عدم بهبود فتوسنتز، خسارت به فرایند انتقال الکترون در سیستم فتوشیمیایی II باشد (۹). درعین حال به نظر می‌رسد که آسیب شدید به ساختار کلروپلاست و میتوکندری، تخریب سلول‌ها و تغییر توازن هورمون‌های برگ نیز در بهبود ناقص فتوسنتز در شرایط تنش شدید خشکی نقش داشته باشد (۱). به نظر می‌رسد عدم بهبود فتوسنتز بعد از آبیاری مجدد به خاطر محدودیت ناشی از عوامل غیرروزنه‌ای باشد و در عین حال سن برگ نیز در توانایی آن برای بهبود از تنش خشکی بی‌تأثیر نیست (٦).

سرعت بهبود هدایت روزنه‌ای

میزان بهبود هدایت روزنه‌ای در گونه بارهنگ کتانی بعد از رفع تنش درمقایسه با گونه بارهنگ تخم‌مرغی بیشتر بود، به‌طوری‌که در گونه بارهنگ کتانی وقتی که آبیاری مجدد شش روز بعد از قطع آبیاری صورت گرفت، هدایت روزنه‌ای به میزان آن در شرایط کنترل رسید (شکل‌های ۱۱ و ۱۲).



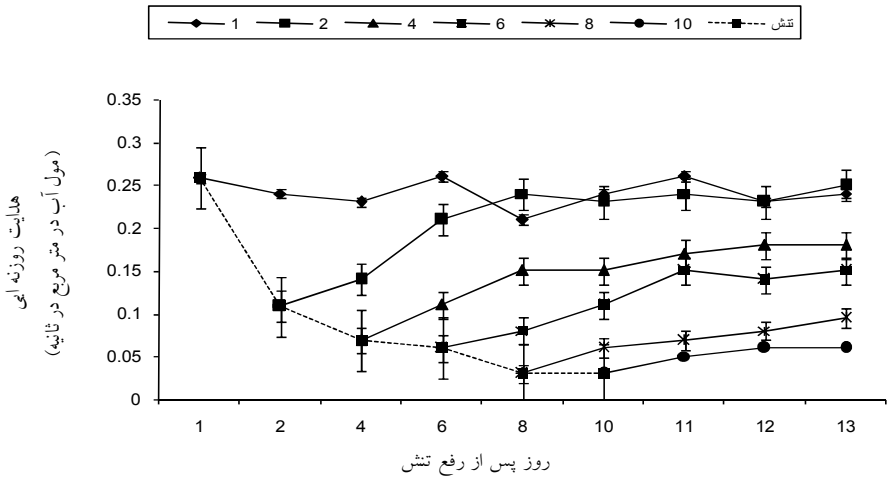
شکل ۹ - سرعت بهبود فتوسنتز خالص بعد از آبیاری مجدد سطوح مختلف قطع آبیاری در گونه بارهنگ تخم‌مرغی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).



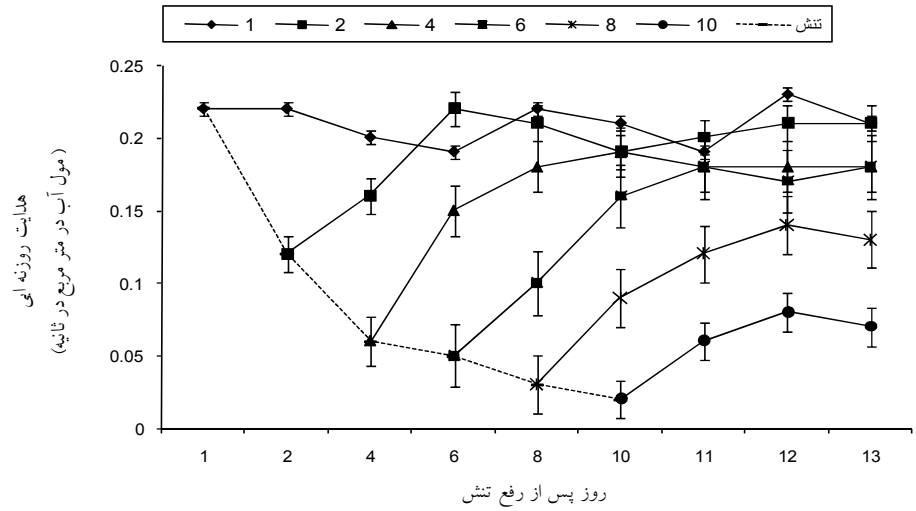
شکل ۱۰ - سرعت بهبود فتوسنتز خالص بعد از آبیاری مجدد سطوح مختلف قطع آبیاری در گونه بارهنگ کتانی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).

میزان بهبود هدایت روزنه‌ای در گونه بارهنگ کتانی به‌ترتیب برابر ۹۰، ۸۵، ۸٤، ٦٥ و ۲۹ درصد برای تیمارهای قطع آبیاری دو، چهار، شش، هشت و ۱۰ روز بود درحالی‌که میزان بهبود هدایت روزنه‌ای در گونه بارهنگ تخم‌مرغی به‌ترتیب ۹۳، ۸۰، ٦۲، ٤۸ و ۲٤ درصد بود که این امر نشان‌دهنده توانایی بالاتر بهبود هدایت روزنه‌ای در گونه بارهنگ کتانی می‌باشد (شکل‌های ۱۱ و ۱۲). به‌طورکلی می‌توان گفت با افزایش شدت تنش خشکی که با کاهش محتوای آب نسبی و پتانسیل آب برگ همراه است، هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد و بعد از رفع تنش درصورت بهبود محتوای آب نسبی و پتانسیل آب برگ، هدایت روزنه‌ای نیز به میزان زیادی بهبود خواهد یافت. نتایج نشان داد که میزان بهبود هدایت روزنه‌ای بیشتر از سرعت فتوسنتز است. شاید بهبود بیشتر هدایت روزنه‌ای نسبت به فتوسنتز بعد آبیاری

مجدد نشان‌دهنده محدودیت ناشی از عوامل غیرروزنه‌ای است (۱٤). در عین حال برخی دیگر از محققین اظهار داشتند که در شرایط تنش خشکی بهبود فتوسنتز در تنش شدید و ملایم سریع‌تر و بیشتر از هدایت روزنه‌ای بوده است و عکس‌العمل هدایت روزنه‌ای به تنش در برگ‌های جوان کندتر از برگ‌های پیر می‌باشد (۱ و ۱۵).



شکل ۱۱ - سرعت بهبود هدایت روزنه‌ای بعد از آبیاری مجدد سطوح مختلف قطع آبیاری در گونه بارهنگ تخم‌مرغی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).



شکل ۱۲ - سرعت بهبود هدایت روزنه‌ای بعد از آبیاری سطوح مختلف قطع آبیاری درگونه بارهنگ کتانی (خطوط عمودی خطای معیار استاندارد را نشان می‌دهند).

به‌طورکلی نتایج، کاهش سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای را در شرایط تنش خشکی نشان داد. کاهش کمتر فتوسنتز خالص و هدایت روزنه‌ای در گونه بارهنگ تخم‌مرغی در شرایط تنش خشکی، احتمالاً به دلیل حفظ

محتوای آب نسبی بالاتر در این‌گونه تا شش روز بعد از آبیاری می‌باشد. در تنش ملایم خشکی، عوامل روزنه‌ای و در تنش شدید عوامل غیرروزنه‌ای فتوسنتز را محدود کردند. گونه بارهنگ کتانی دارای هدایت مزوفیلی و سرعت بهبود هدایت روزنه‌ای بیشتری از گونه بارهنگ تخم‌مرغی بود، هرچند توانایی بهبود فتوسنتز در گونه بارهنگ تخم‌مرغی بالاتر از گونه بارهنگ کتانی بود. به‌طوری‌کلی هر عاملی‌که باعث افزایش پتانسیل آب برگ، هدایت روزنه‌ای و محتوای آب نسبی برگ شود، باعث افزایش فتوسنتز می‌گردد. بسته شدن روزنه‌ها برای مدت طولانی می‌تواند به تخریب کلروپلاست و افزایش دمای برگ به میزان ٦-٥ درجه سانتی‌گراد منتهی شود به همین دلیل گفته می‌شود که بسته شدن روزنه‌ها در واکنش به تنش خشکی یک فرایند حفظ آب نیست، بلکه با کاهش تورژسانس سلول‌های روزنه‌ای مرتبط است (٨ و ١٧). کاهش موازی هدایت روزنه‌ای با فتوسنتز در شرایط تنش کوتاه و بلندمدت می‌تواند باعث حفظ سلول‌های گیاهی از خسارت پسابیدگی گردد، مخصوصاً اینکه این نوع پاسخ درمقایسه با پاسخ‌های بلندمدت‌تر هم سریع‌تر و هم قابل برگشت‌تر است. نتایج، همبستگی مثبت بین پتانسیل آب برگ و میزان بهبود سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای را نشان داد. سرعت فتوسنتز نیز دارای همبستگی بالایی با پتانسیل آب برگ، هدایت روزنه‌ای و محتوای آب نسبی بود (جدول ٢). در نهایت، عدم ترمیم فتوسنتز خالص در تیمار تنش شدید نیز می‌تواند نشان‌دهنده اثر عوامل غیرروزنه‌ایی غیرقابل برگشت باشد. باتوجه به اینکه سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و محتوای آب نسبی در گونه بارهنگ تخم‌مرغی در شرایط کنترل و تنش خشکی بیش از گونه بارهنگ کتانی است، می‌توان چنین نتیجه گرفت که گونه بارهنگ تخم‌مرغی مقاومت بیشتری در مقایسه با گونه بارهنگ کتانی به خشکی دارد هرچند هدایت مزوفیلی در گونه بارهنگ کتانی بیشتر از گونه بارهنگ تخم‌مرغی بود.

جدول ٢ - ضرایب همبستگی صفات فتوسنتزی اندازه‌گیری شده در آزمون تنش خشکی در دو گونه بارهنگ تخم‌مرغی و بارهنگ کتانی

	پتانسیل آب برگ	سرعت فتوسنتز	هدایت روزنه‌ای	سرعت تعرق	هدایت مزوفیلی	محتوای آب نسبی
پتانسیل آب برگ	١					
سرعت فتوسنتز	٠/٨٧ *	١				
هدایت روزنه‌ای	٠/٨٥ *	٠/٩٧ *	١			
سرعت تعرق	٠/٩٠ *	٠/٩٤*	٠/٩٣*	١		
هدایت مزوفیلی	٠/٩٤ *	٠/٨٧*	٠/٨٥*	٠/٩٥*	١	
محتوای آب نسبی	٠/٨٤ *	٠/٩٨ *	٠/٩٥*	٠/٨٨*	٠/٨١ *	١

*** نشان دهنده معنی‌دار بودن همبستگی‌ها در سطح احتمال ١ درصد می‌باشد.**

منابع مورد استفاده

١. احمدی ع. و بیکر د. ا (١٣٧٩) عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای محدودکننده فتوسنتز در گندم در شرایط تنش خشکی. علوم کشاورزی. ٣١ (٤): ٨٢٥-٨١٣.

2. Blum A and Ebercon A (1981) Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in what. Crop Sci. 21: 43-47.

3. Castrillo M and Trujillo I (1994) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity and chlorophyll and protein content in two cultivars of French bean plants

under water stress and rewatering. Photosynthetica. 30: 175-181.
4. Cornic G (1994) Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In 'Photoinhibition of Photosynthesis. From Molecular Mechanisms to the Field'. (Eds: Baker NR and Bowyer JR) Pp. 297-313. (BIOS: Oxford.)
5. Genty B, Briantais JM and Vieira JB (1987) Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves. Plant Physiol. 83: 360-364.
6. Fischer RA, Rees D, Sayer KD, Lu ZM, Candon AG and Saavedra AL (1998) Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthesis rate and cooler canopies. Crop Science. 38: 1467-1475.
7. Heckathorn SA, DeLucia EH and Zielinski RE (1997) The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration to decreases in photosynthetic capacity during and after drought in prairie grasses. Physiol. Plantarum. 101: 173-182.
8. Hsiao TC (1973) Plant responses to water stress. Ann. Rev. Plant Physiology 24: 519-570.
9. James AZ and William RG (1998) Leaf water relations and plant development of three freeman maple cultivars subjected to drought. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 123: 371-375.
10. Koichi M, Shigemi T, Toshihiko M and Kazuyoshi K (2005) Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. Environm. Exp. Bot. 53: 205-214.
11. Kramer JK and Boyer JS (1995) Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, California. Pp. 1-495.
12. Lawlor DW (1995) The effects of water deficit on photosynthesis. In 'Environment and Plant Metabolism. Flexibility and Acclimation'. (Ed. Smirnoff N) Pp. 129-160. (Bios Scientific Publisher: Oxford.)
13. Liang ZF, Zhang M and Zhang J (2002) The relations of stomatal conductance, water consumption, growth rate to leaf water potential during soil during and rewatering cycle of wheat (*Triticum aestivum* L.). Bot. Bull Acad. Sci. 43: 187-192.
14. Martin B and Ruiz–Torres NA (1992) Effects of water–deficit stress on photosynthesis, its component and component limitations and on water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant physiol. 100: 733-739.
15. Medrano H, Parry MA, Socías X and Lawlor DW (1997) Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. Ann. Appl. Biol. 131: 491-501.
16. Rawsov JM, Turner NC and Begg JE (1978) Agronomic and physiological response of soybean and sorghum crops to water deficits, photosynthesis, transpiration and water use efficiency in leaves. Aust. J. Plant Physiol. 5: 195-209.
17. Subramanian VB and Maheswari M (1990) Stomatal conductance, photosynthesis and transpiration in green gram during, and after relief of, water stress. Indian J. Exp. Biol. 28: 542-544.

Journal of Crops Improvement, Vol 11, No 2, Autumn 2009

The effect of water stress on photosynthesis traits of two plantago species

A. Rahimi [1], M. R. Jahansouz [2], H. R. Rahimian mashhadi [3], M. Pouryousef [4] and S. Maddah hosseini [5]
E-mail: rahimiasg@gmail.com

Abstract

Photosynthesis, stomatal conductance and leaf water potential characteristics were examined in two plantago species (*Plantago ovata* Forssk and *P. psyllium* L.), with gradually improving water stress for several days and permitting to recover by re-watering (withholding for 2, 4, 6, 8 and 10 days) in Melbourne University in 2006. Factorial experiments based on completely randomized design with four replications were used. The photosynthetic rate and stomatal conductance decreased rapidly by withholding water. After re-watering the recovery rate of photosynthesis and stomatal conductance decreased gradually, as the days became longer. The different rates of recovery of photosynthesis and stomatal conductance followed by drought stress. However, the potentional of photosynthesis recovery was more than stomatal conductance. It is also concluded that French psyllium had higher mesophyl and stomatal conductance recovery when compared to Isabgul, although recovery of photosynthesis in Isabgul was higher than French psyllium. The results showed a clear and close correlation between leaf water potential and recovery level of photosynthesis rate and stomatal conductance. A close correlation was also observed between photosynthesis and leaf water potential, stomatal conductance and relative water content.

Keywords: Drought stress, Photosynthesis, *Plantago ovata* Forssk, *P. Psyllium*, Stomatal conductance

1- Assist. Pro., Department of Agronomy, College of Agriculture, Vali-e-Asr Uni. of Rafsanjan, Kerman - Iran
2- Associate professor, Department of Agronomy, College of Agriculture and Natural Resources, Tehran University, Alborz - Iran
3- Professor, Department of Agronomy, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Alborz – Iran
4- Assistant Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture, Zanjan University, Zanjan – Iran
5- Assistant Professor, Department of Agronomy, College of Agriculture, Vali-e-Asr Uni. of Rafsanjan, Kerman - Iran