



(تبادلات گازی و نرخ نورساخت برگ‌گی ترکیب‌های پیوندی پایه لیموی آب با پیوندک‌های خودی و غیرخودی در پاسخ به تنش خشکی و آبیاری مجدد)



پدرام عصار*^{۱،۲}، اختر شکافنده^۱، لیلا تقی‌پور^۲

^۱ گروه علوم و مهندسی باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

^۲ گروه علوم و مهندسی باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه جهرم، صندوق پستی: ۱۱۱-۷۴۱۳۵، جهرم، ایران

*- ایمیل نویسنده مسئول: Pedramassar@gmail.com

چکیده

تبادلات گازی و نرخ نورساخت دانهال‌های ۲۴ ماهه لیموی آب غیریپوندی، پیوندی با پیوندک خودی، پیوندک نارنگی کینو و پیوندک پرتقال واشنگتن ناول در پاسخ به تنش خشکی و پس از آبیاری مجدد در آزمایش گلخانه‌ای ارزیابی شد. رژیم آبیاری به صورت هشت روز قطع کامل آبیاری و سپس چهار روز آبیاری در حد ظرفیت مزرعه بود. نرخ فتوسنتز خالص (A)، هدایت روزنه‌ای (gs)، نرخ تعرق (E) و غلظت دی‌اکسیدکربن زیر روزنه (Ci) برگ‌های جوان توسعه یافته سه مرتبه (نیمه دوره تنش، پایان دوره تنش و پس از آبیاری مجدد) اندازه‌گیری شد. نتایج نشان داد که ترکیب پیوندی با پیوندک پرتقال به دلیل دارا بودن بیش‌ترین میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق برگ‌گی و در نتیجه مصرف سریع‌تر آب گلدان‌ها و رویارویی با شرایط کم‌آبی شدیدتر در اواخر دوره تنش خشکی، ناکارآمدترین سازوکارهای تحمل تنش و بیش‌ترین آسیب اکسیداتیو تشکیلات نورساخت را دارا بود. از طرف دیگر، ترکیب پیوندی با پیوندک نارنگی کینو از طریق کاهش زود هنگام و بیش‌تر هدایت روزنه-ای توانمندی فوق‌العاده‌ای در تحمل تنش خشکی دارا بود. چنین به نظر رسید که تفاوت‌های فیزیولوژیک مرتبط با وجود محل پیوند و در نتیجه کاهش هدایت هیدرولیکی، دلیل وقوع آسیب اکسیداتیو شدید تشکیلات نورساخت در ترکیب پیوندی لیموی آب با پیوندک خودی در نیمه دوره تنش بود که فاقد توانمندی بهبودیابی کامل نرخ فتوسنتز پس از آبیاری مجدد بود. در مقابل، دانهال غیریپوندی لیموی آب، آسیب اکسیداتیو را در پایان دوره تنش تجربه کرد که پس از آبیاری مجدد بهبود حاصل شد.

مقدمه

لیموی آب (مکزیکن لایم) در جنوب کشور کشت می‌شود و علاوه بر کاربرد به‌عنوان پیوندکی محبوب، به‌مرور به‌عنوان پایه غالب در منطقه جایگاه ویژه‌ای پیدا کرده است. پرتقال واشنگتن ناول و نارنگی کینو نیز از پیوندک‌های محبوب و رایج مورد استفاده در جنوب کشور هستند. در زمان حاضر و در پی خشکسالی‌های مستمر، مرکبات استان فارس با کاهش کیفیت و میزان محصول مواجه است. بنابراین، هدف از پژوهش حاضر ارزیابی وضعیت تبادلات گازی و نرخ نورساخت دانهال لیموی آب و ترکیبات پیوندی آن با پیوندک‌های خودی، نارنگی کینو و پرتقال واشنگتن‌ناول در شرایط تنش خشکی و پس از آبیاری مجدد بود.

مواد و روش‌ها

نهال‌های ۱۸ ماهه پیوندی لیموی آب، نارنگی کینو و پرتقال واشنگتن ناول روی پایه بذری لیموی آب، و دانهال غیریپوندی لیموی آب به‌عنوان مواد گیاهی استفاده شدند. نهال‌ها پس از انتقال به گلدان‌های پلاستیکی ۱۵ لیتری مناسب و فاقد زهکش، پر شده از مخلوط خاکی شامل ماسه‌بادی، خاک و خاک‌برگ پوسیده به نسبت حجمی مساوی (همراه با لایه‌ای از سنگریزه در کف گلدان)، برای استقرار کامل به مدت حدود ۶ ماه در گلخانه‌ای پلاستیکی نگهداری شدند. در طول مدت آزمایش، محدوده دمایی شبانه و روزانه گلخانه به ترتیب، ۱۶ الی ۱۹ و ۳۲ الی ۳۶ درجه سلسیوس بود و میانگین رطوبت نسبی گلخانه حدود ۵۰ درصد بود. پس از ۶ ماه، نهال‌های مشابه از نظر اندازه و وضعیت سلامت ظاهری انتخاب شدند. بر اساس پیش‌تیمار، طول دوره‌های تنش خشکی و آبیاری مجدد تعیین شد. شروع آزمایش با فلاش رشدی تابستانه در شهریورماه همزمان بود. در این زمان، ۱۲ گیاه از هر نوع نهال با قطع کامل آبیاری در معرض تنش خشکی هشت روزه (تا زمان مشاهده کاهش آشکار در شادابی و تورشناس نهال‌ها و وقوع پژمردگی قسمت اعظم برگ‌ها) و سپس آبیاری مجدد چهار روزه (در حد ظرفیت مزرعه، تا زمان برطرف شدن علائم ظاهری یاد شده) قرار گرفتند. در مورد نهال‌های شاهد نیز، با انجام آبیاری روزانه در حد ظرفیت مزرعه، وضعیت بهینه میزان آب در خاک در طول دوره اجرای آزمایش تأمین و حفظ شد. ارزیابی‌ها در سه زمان انجام شدند: الف. نیمه دوره تنش خشکی. ب. پایان دوره تنش. پ. پس از دوره آبیاری مجدد. آزمایش به‌صورت فاکتوریل بر اساس طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار (۳ گیاه در هر تکرار) انجام شد. تجزیه داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.1.3 service pack 4 (SAS institute, Cary, NC, USA) انجام شد و به کمک آزمون LSD، تفاوت‌های موجود بین میانگین‌ها در سطح احتمال ۵ درصد تعیین شد.

نتایج و بحث

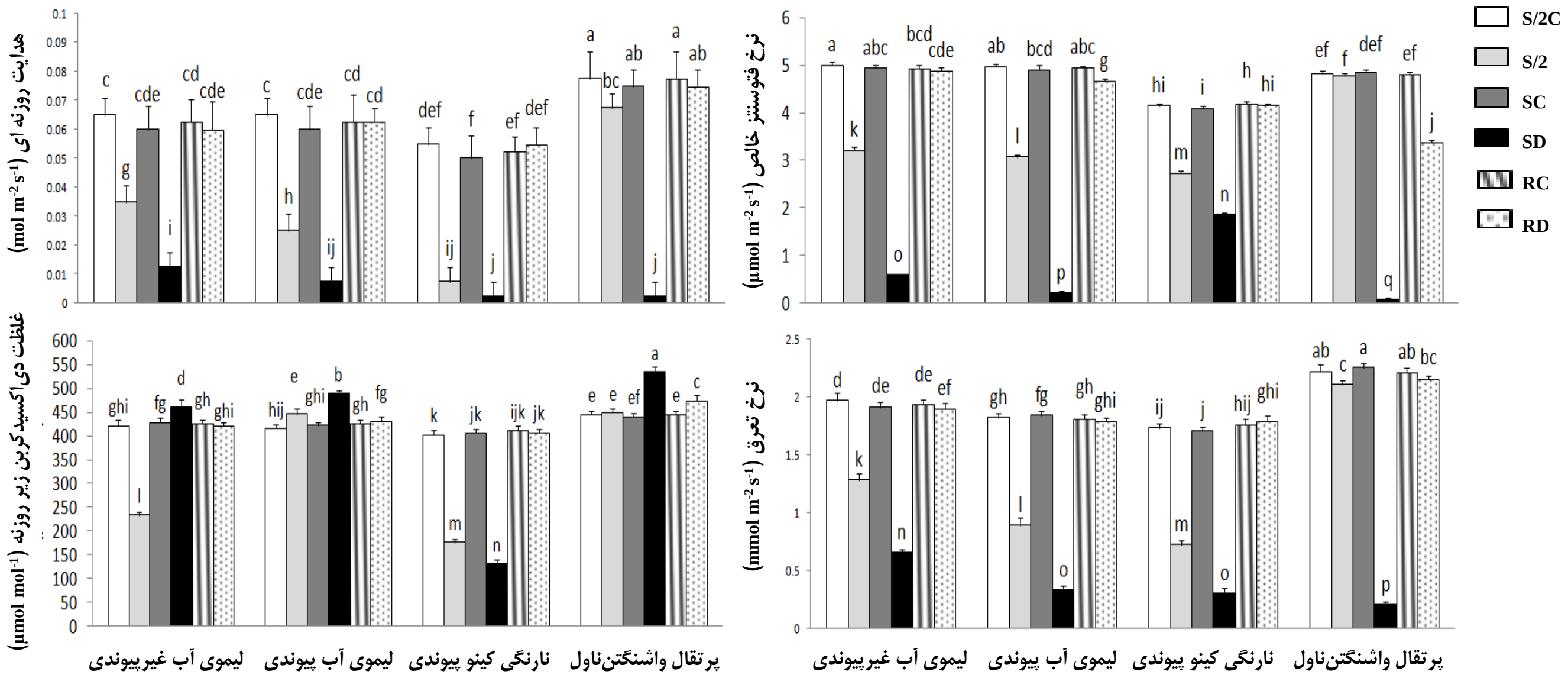
کاهش میزان هدایت روزنه‌ای، سازوکار حیاتی رویارویی درختان مرکبات با تنش‌های آبی ملایم است و در پژوهش‌های متعددی، کاهش در میزان هدایت روزنه‌ای، نرخ تعرق برگ‌گی و فتوسنتز خالص درختان مرکبات در شرایط کمبود آب گزارش شده است (García-Sánchez et al., 2007; Melgar et al., 2010). بررسی نتایج نشان داد که در روز چهارم (نیمه دوره تنش)، تفاوت معنی‌داری در میزان شاخص‌های نرخ فتوسنتز خالص (A) و غلظت دی‌اکسیدکربن زیر روزنه (Ci) نهال‌های تنش دیده و شاهد پرتقال واشنگتن ناول وجود نداشت و علی‌رغم کاهش معنی‌دار میزان هدایت روزنه‌ای (gs) و نرخ تعرق (E) در نهال‌های تیمار شده نسبت به شاهد، میزان این کاهش به صورت قابل توجهی نسبت به سایر نهال‌های تنش دیده کم‌تر بود. بنابراین، چنین نتیجه‌گیری شد که در شرایط یکسان تنش، به احتمال به دلیل پیام ضعیف‌تر ارسال شده از ریشه به برگ، میزان هدایت روزنه-ای نهال‌های تیمار شده پرتقال واشنگتن ناول به اندازه سایر نهال‌های تنش دیده کاهش نیافت و در نتیجه شتاب مصرف آب بیش‌تر و مدیریت مصرف آب ضعیف‌تری داشتند. چنین بیان شده است که معمولاً پیام‌های شیمیایی در مراحل اولیه تنش و قبل از ایجاد پیام‌های هیدرولیکی، غالب هستند و با تشدید شرایط تنش و افت پتانسیل آبی برگ‌ها و با پژمرده شدن آن‌ها از اهمیت پیام‌های شیمیایی کاسته می‌شود و پیام‌های هیدرولیکی که محرک تولید آبسازیک اسید در برگ‌ها هستند غالب می‌شوند (Christmann et al., 2007). بخشی از وقوع محدودیت روزنه‌ای در شرایط تنش می‌تواند با میزان بیوسنتز آبسازیک اسید در سلول‌های مزوفیل برگ‌گی در ارتباط باشد (Hopkins and Hüner, 2009). بنابراین این احتمال وجود دارد که در روز چهارم از دوره تنش، نقش قدرت پیام‌های شیمیایی ارسالی از ریشه در کیفیت رفتار روزنه‌ای غالب بوده باشد و بنابراین به دلیل عدم ارسال پیامی

محکم از ریشه به برگ‌ها، محدودیت روزنه‌ای چندانی نسبت به سایر نهال‌های تنش دیده ایجاد نشده باشد. البته ماهیت دقیق پیام ارسالی از ریشه به برگ‌ها مشخص نیست (Schachtman and Goodger, 2008).

افزایش غلظت CO_2 زیر روزنه همراه با کاهش هدایت روزنه‌ای به معنی کاهش نرخ تثبیت CO_2 و نشانه‌ای از وقوع بازدارندگی نوری و تنش اکسیداتیو در تشکیلات فتوسنتزی است (Degl’Innocenti et al., 2008). از آن جایی که در نیمه دوره تنش کاهش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای برگ‌های پرتقال واشنگتن ناول با تغییر معنی‌دار در غلظت دی‌اکسیدکربن زیر روزنه همراه نبود، چنین نتیجه‌گیری شد که در این روز هنوز پدیده آسیب‌دیدگی تشکیلات فتوسنتزی در اثر بازدارندگی نوری اتفاق نیفتاده است. در پایان دوره تنش، مقادیر ارزیابی‌شده تمام شاخص‌های مذکور، به جز Ci ، به صورت معنی‌داری در نهال‌های تنش دیده پرتقال واشنگتن ناول کاهش یافتند که در میان مقادیر مربوط به تمام انواع نهال‌های تیمار شده کمینه بودند. البته شاخص Ci با افزایش معنی‌دار نسبت به شاهد همراه بود و بنابراین، مجموع یافته‌های مذکور دال بر وقوع صدمات شدید اکسیداتیو به تشکیلات فتوسنتزی برگ‌ها در اثر تنش بود. در پایان دوره آبیاری مجدد، نهال‌های تنش دیده پرتقال واشنگتن ناول قادر به بازیابی کامل شاخص A نبودند و همچنان میزان شاخص Ci آن‌ها به صورت معنی‌داری از نهال-های شاهد بیش‌تر بود در حالی که میزان هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق آن‌ها تفاوت معنی‌داری با نهال‌های شاهد نداشت. بنابراین، چنین استنباط شد که به دنبال آبیاری مجدد، علی‌رغم برطرف شدن محدودیت روزنه‌ای فتوسنتز برگ‌ها، اثرات مخرب تنش اکسیداتیو بر ساختار و تشکیلات فتوسنتزی به طور کامل برطرف نشد و بنابراین، در شرایط این آزمایش و از منظر شاخص‌های مذکور، نهال‌های تحت تنش پرتقال واشنگتن ناول قادر به بهبودی کامل نبودند.

نرخ فتوسنتز خالص برگ‌های نهال‌های نارنگی کینو در پاسخ به تنش خشکی به صورت معنی‌دار کاهش یافت و از نیمه دوره تنش اختلاف-های آماری موجود بین نهال‌های تنش دیده و شرایطشاهد مشهود بود. کاهش معنی‌دار و بیشینه میزان هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق برگ‌گی در نهال‌های تنش دیده نارنگی کینو (نسبت به شاهد و سایر نهال‌های تنش دیده) مؤید کاهش میزان فتوسنتز به دلیل محدودیت روزنه‌ای ایجاد شده در شرایط تنش بود. افزون بر آن، میزان شاخص Ci نیز از روز چهارم دوره تنش با کاهش شدید در نهال‌های تیمار شده نسبت به شاهد همراه بود که می‌تواند مؤید سلامت و کارآمدی تشکیلات فتوسنتزی در محدودیت منابع آبی و محدودیت روزنه‌ای ناشی از آن باشد (Degl’Innocenti et al., 2008).

علی‌رغم کاهش معنی‌دار شاخص‌های E و gs از نیمه دوره تنش در برگ‌های نهال‌های تنش دیده لیموی آب غیر پیوندی و پیوندی، افزایش معنی‌دار شاخص Ci برای نوع پیوندی در روز چهارم و برای نوع غیر پیوندی در روز هشتم ثبت شد. بنابراین، بر اساس یافته‌های مذکور به نظر می‌رسد که وقوع آسیب اکسیداتیو به تشکیلات فتوسنتزی لیموی آب پیوندی زودتر اتفاق افتاد و نوع غیر پیوندی توان تحمل بیش‌تری نسبت به آن داشت. پس از آبیاری مجدد، شاخص A در برگ‌های نوع پیوندی به طور کامل بازیابی نشد ولی در مورد نوع غیریپوندی، بازیابی کامل هر دو شاخص مذکور اتفاق افتاد. ناکارآمدترین سازوکار رویارویی با تنش به پرتقال واشنگتن ناول مربوط بود. دلایل این ناکارآمدی، دارا بودن بیش‌ترین میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق برگ‌گی در مقایسه با سایر نهال‌ها و مصرف سریع‌تر میزان آب موجود در گلدان‌ها و قرار گرفتن در شرایط کم‌آبی شدیدتر در اواخر دوره تنش خشکی و در نتیجه فراهم شدن زمینه وقوع تنش اکسیداتیو شدیدتر نسبت به سایر نهال‌ها بود. به احتمال، دلیل کاهش معنی‌دار و بیش‌تر میزان هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق نهال‌های پیوندی لیموی آب نسبت به نوع غیریپوندی در نیمه دوره تنش، کاهش میزان آب در دسترس اندام هوایی است که خود معلول وجود محل پیوند و تفاوت‌های فراساختاری این منطقه (از نظر میزان پیوستگی و کارآمدی ارتباطات و اتصالات آوندی و توان هدایت هیدرولیکی) نسبت به وضعیت نرمال است. بنابراین، در مورد نهال‌های پیوندی لیموی آب زمینه برای وقوع تنش اکسیداتیو شدید در نیمه دوره تنش فراهم شد که در نهایت پس از آبیاری مجدد نیز بهبودیابی کامل نرخ فتوسنتز مشاهده نشد. در مقابل، آسیب‌های اکسیداتیو برگ نهال‌های پیوندی لیموی آب در پایان دوره تنش مشاهده و پس از آبیاری مجدد برطرف شد.



شکل ۱- نرخ فتوسنتز خالص (A)، نرخ تعرق (E)، هدایت روزنه‌ای (gs) و غلظت دی‌اکسیدکربن زیر روزنه (Ci) برگ‌های نهال‌های مرکبات در شرایط تنش خشکی و پس از انجام آبیاری مجدد. لیموی آب، پایه مورد استفاده در ترکیب تمام نهال‌های پیوندی بود. نشانه‌های A، B و C به ترتیب معرف: نیمه دوره تنش خشکی، پایان دوره تنش خشکی، پایان دوره آبیاری مجدد، نهال‌های شاهد و تنش دیده هستند. بارهای عمودی انحراف معیار از میانگین‌ها را نشان می‌دهند. بر اساس آزمون LSD، ستون‌های دارای حروف مشابه فاقد تفاوت‌های معنی‌دار آماری در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

منابع

- Christmann, A., Weiler, E.W., Steudle, E., Grill, E. 2007. A hydraulic signal in root-to-shoot signaling of water shortage. The Plant Journal, 52: 167–74.
- Degl’Innocenti, E., Guidi, L., Stevanovic, B., Navari, F. 2008. CO_2 fixation and chlorophyll a fluorescence in leaves of Ramonda serbica during a dehydration–rehydration cycle. Journal of Plant Physiology, 165: 723–733.
- García-Sánchez, F., Syvertsen, J., Gimeno, V., Botía, P., Perez-Perez, J.G. 2007. Responses to flooding and drought stress by two citrus rootstock seedlings with different water-use efficiency. Physiologia Plantarum, 130: 532–542.
- Hopkins, W.G., Hüner, N.P.A. 2009. Introduction to Plant Physiology, 4th edition. John Wiley & Sons. Inc., NY, USA. 503 p.
- Melgar, J.C., Dunlop, J.M., Syvertsen, J.P. 2010. Growth and physiological responses of the citrus rootstock Swingle citrumelo seedlings to partial rootzone drying and deficit irrigation. The Journal of Agricultural Science, 148: 593–602.
- Schachtman, D.P., Goodger, J.Q.D. 2008. Chemical root to shoot signaling under drought. Trends in Plant Science, 13: 281–287.