

بررسی بازیابی تبادلات گازی نهال‌های استبرق (*Calotropis procera Ait.*) در دوره‌های مختلف آبیاری

۱- محمد بهمنی، دانشجوی کارشناسی ارشد دانشکده منابع طبیعی نور، دانشگاه تربیت مدرس

۲- مسعود طبری کوچکسرای، دانشیار دانشکده منابع طبیعی نور، دانشگاه تربیت مدرس
masoudtabari@yahoo.com

۳- غلامعلی جلالی، دانشیار دانشکده منابع طبیعی نور، دانشگاه تربیت مدرس

۴- احمد اصغرزاده، استادیار موسسه تحقیقات خاک و آب کشور، تهران

۵- احسان ساداتی، استادیار مرکز تحقیقات منابع طبیعی ساری

دریافت: ۱۳۹۳/۰۲/۱۱

پذیرش: ۱۳۹۳/۰۶/۲۲

چکیده

این پژوهش باهدف بررسی میزان بازیابی تبادلات گازی نهال‌های استبرق بعد از تنش خشکی طولانی مدت ۶ ماهه در شرایط گلخانه انجام شد. در آزمایش اول؛ نهال‌ها در شرایط تنش خشکی با شش سطح یا فاصله آبیاری (۳، ۶، ۹، ۱۲، ۱۵ و ۱۸ روز) به مدت زمان ۱۸۰ روز قرار داده شدند. در آزمایش دوم، اقدام به بازیابی نهال‌های تحت تنش خشکی واقع شده با فاصله زمانی سه‌روزه آبیاری به مدت زمان ۳۶ روز گردید. هر دو آزمایش در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام شد. نتایج تجزیه واریانس آزمایش‌ها نشان دادند که نرخ تبادلات گازی نهال‌های استبرق، پاسخ معنی‌داری به شرایط تنش خشکی و بازیابی آن‌ها داده است. بنابراین، با افزایش فاصله آبیاری، کاهش معنی‌داری در نرخ متغیرهای تبادلات گازی به‌غیر از، کارایی مصرف آبی و دمای سطح برگ نهال‌ها دیده شد. به‌طوری‌که آزمون تی جفتی، کم‌بیش بازیابی قابل توجهی را در برخی صفت‌های تبادلات گازی از جمله نرخ فتوسنتز، هدایت‌روزنه‌ای، تعرق و دمای سطح برگ نهال‌های تحت تنش خشکی با فاصله آبیاری بیش از ۳ روز به نمایش گذاشت

واژگان کلیدی: استبرق؛ بازیابی؛ خشکی؛ فتوسنتز؛ هدایت‌روزنه‌ای.

مقدمه

در جذب کربن تحت شرایط تنش نیز اهمیت اساسی و کاربردی دارد [۱۸]. بنابراین، تنش خشکی از عوامل اصلی کاهش سرعت فتوسنتز و تعرق در اغلب گیاهان بوده و هم‌چنین کاهش فتوسنتز می‌تواند به عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای مرتبط باشد [۶ و ۸].

بنابراین، حفظ توازن و تعادل بین اکوسیستم‌ها و استفاده اقتصادی مؤثر از آنان، بر پایه سازوکارهای مکانیسم فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان در پاسخ به تنش است. از این‌رو اثرات زیان‌بار خشکی، بیش‌تر با فرآیند فتوسنتزی گیاه همراه است. در بیشتر گونه‌های گیاهی، خشکی سبب کاهش فتوسنتز خالص از طریق عوامل غیر

امروزه با توجه به نوسانات بارش و گرم شدن کره زمین این امکان وجود دارد که گیاهان زیاد تحت شرایط تنش خشکی قرار بگیرند. به‌ویژه در مناطق خشک که دسترسی به آب، از عوامل اکولوژیکی مهم در محدود ساختن فتوسنتز، رویش و تولید است، این امر زیاده‌تر دیده می‌شود [۳۴]. از این‌رو، تحقیقاتی زیادی مبنی بر بهبود تبادلات گازی گیاهان بعد از رفع و بهبود تنش گزارش شده است، ولی درجه و شدت بهبود فتوسنتز، تعرق و هدایت‌روزنه‌ای بعد از بازیابی آن‌ها به‌طور دقیق مشخص نشده است [۱۱ و ۳۱]. از بین فرآیندهای فیزیولوژیکی، فتوسنتز یکی از اساسی‌ترین عامل در رشد و تولید گیاهان محسوب شده و

[۳۰]. بعد از آبیاری دوباره، سرعت بهبود فتوسنتز و هدایت‌روزنه‌ای در سطوح مختلف تنش خشکی به‌طور نسبتاً مشابهی مشاهده شد. در کل، نتایج نشان‌دهنده توان بهبود بالاتر سرعت فتوسنتز در مقایسه با سرعت بهبود هدایت‌روزنه‌ای است.

استبرق (*Calotropis procera Ait.*) درختچه‌ای متحمل به خشکی با ارتفاع ۲ تا ۳ متر، و دارای برگ‌های پهن و درشت، و شیرابه سفید در تمام‌اندام گیاه است. این گونه اغلب در مناطق استوایی و نیمه استوایی به‌وفور یافت می‌شود اما در مناطق سردسیر کمیاب است [۲۸]. این گونه در ایران در آب‌وهوای خشک، نیمه‌خشک، و به‌طور طبیعی در حاشیه تپه‌های ماسه‌ای مناطق جنوبی کشور رویش دارد. در مناطق پراکنش استبرق، متوسط بارندگی سالانه بین ۳۰ تا ۲۰۰ میلی‌متر یا کم‌تر است [۳]. از آن‌جاکه آگاهی و دانش از سازوکارهای فیزیولوژیکی پاسخ به تنش خشکی، توان برگشت‌پذیری شاخصه‌های تبادلات گازی از جمله فتوسنتز، و شناسایی عوامل مؤثر بر تغییرات آن‌ها، در مقاومت به خشکی گیاه کمک شایانی دارد، به‌این منظور، بازیابی تبادلات گازی نهال‌های استبرق از طریق آزمایش جداگانه تنش خشکی، و بازیابی در شرایط گلخانه‌ای مورد مطالعه قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

جمع‌آوری بذر

میوه‌های تازه استبرق، در مرداد سال ۱۳۹۱ از رویشگاه طبیعی آن در شهرستان تنگستان از توابع استان بوشهر با (عرض جغرافیایی ۳۲۱۳۲۰۶ m و طول جغرافیایی ۵۲۳۷۰۳ در سیستم UTM و ارتفاع ۵۸ متر از سطح دریا جمع‌آوری شد. سپس بذرهای همسان و یکنواخت استبرق را انتخاب و به‌منظور ضدعفونی به مدت دو دقیقه در محلول قارچ‌کش Carboxin Tiram ۲٪ قرار گرفت. ادامه تحقیق نیز در شرایط گلخانه‌ای انجام گردید. در این تحقیق، ابتدا گلدان‌های پلاستیکی به ابعاد ۲۰×۱۵ سانتیمتر تهیه و با خاک بافت شنی لومی و مخلوط با کوکوپیت (جدول ۲) که با قارچ‌کش کاربندازین ضدعفونی گردید، پر شد. سپس بذرهای استبرق در عمق ۰/۵ تا ۱ سانتیمتر بستر، کشت شد. بعد از سبز شدن

روزنه‌ای می‌شود که منجر به کاهش ظرفیت فتوسنتزی و مزوفیل می‌گردد [۳۳]. طی تحقیقاتی کاهش نرخ فتوسنتز در گونه‌های *Pistacia Vera*، *Pistacia khinjuk* و *P. mutica* تحت تنش خشکی اعلام شده است [۴ و ۲۲].

در ارتباط با بازیابی گیاهان بعد از رفع تنش، مطالعه کمی گزارش شده است. نتایج بررسی تغییرات فتوسنتز در گندم (*Triticum aestivum*) تحت شرایط خشکی نشان داد که با پیشرفت تنش خشکی، فتوسنتز خالص و هدایت‌روزنه‌ای شروع به کاهش می‌کند [۱]. هدایت مزوفیلی (غلظت CO₂ بین سلولی) در گیاهان تحت تنش ابتدا یک کاهش جزئی نشان داد و در مرحله نهایی از مقادیر کنترل بیشتر شد. پس از بازیابی، درجات متفاوتی از ترمیم، برحسب سن و درجه تنش در گیاهان مشاهده شد. به‌طوری‌که غلظت دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای به‌شدت کاهش نشان داد و میزان فتوسنتز و هدایت‌روزنه‌ای نسبت به شرایط تنش ترمیم نیافت. نرخ فتوسنتز بادام تحت تنش خشکی کمتر از شرایط بدون تنش یا شاهد گزارش شده است، درحالی‌که بعد از بازیابی و بهبود گیاه، نرخ فتوسنتز بالاتری نسبت به شاهد نشان داده است [۲۴].

با آزمایش بر گیاه لوبیا قرمز (*Phaseolus vulgaris L.*) مشخص شد که سرعت فتوسنتز، تعرق و هدایت‌روزنه‌ای با قطع آبیاری به‌سرعت کاهش یافته، ولی بعد از بازیابی، سرعت بهبود فتوسنتز، تعرق و هدایت‌روزنه‌ای برحسب شدت تنش متفاوت است [۱۶]. فتوسنتز و هدایت‌روزنه‌ای به ترتیب بیشترین و کمترین برگشت‌پذیری را نشان می‌دهند.

بررسی تبادلات گازی فتوسنتزی گونه لوبیا (*Vigna unguiculata*) تحت تنش خشکی و بازیابی نشان داد که میزان جذب CO₂ در طول تنش آبی کاهش می‌یابد که این امر به‌شدت به بسته شدن روزنه‌ها بستگی دارد [۳۰]. تبادلات گازی نهال‌ها سه روز بعد از آبدهی به‌طور کامل بازیابی شد.

بررسی تأثیر تنش خشکی بر خصوصیات فتوسنتزی گونه بارهنگ (*Plantago sp.*) نشان داد که سرعت فتوسنتز و هدایت‌روزنه‌ای با اعمال تنش، به‌سرعت کاهش می‌یابد

از جمله فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی و تعرق در پایان دوره تنش (شهریورماه) و بعد از رفع تنش (مهرماه) به ترتیب در شرایط خشکی (آزمایش اول) و بازیابی کامل نهال‌ها (آزمایش دوم) انجام شد. اندازه‌گیری پتانسیل آبی در شرایط میان-روز با دستگاه فشار یا چمبر^۴ انجام شد [۱۳].

جهت سنجش تبادلات گازی از هر نهال سه برگ سالم و به‌طور کامل توسعه‌یافته یک‌پنجم بالای نهال انتخاب و با دستگاه ای. دی. سی^۵ در شرایط هوای آزاد و تحت شرایط طبیعی دما، نور و رطوبت نسبی هوا اندازه‌گیری شد. خواندن متغیرها در روز بدون ابر از ساعت ۹-۱۱ قبل از ظهر در شدت جریان فوتونی ۸۰۰-۹۰۰ میکرو مول مترمربع بر ثانیه صورت گرفت. میزان کارایی مصرف آب (A_i/E) به روش ژانگ محاسبه شد [۳۵]. این تحقیق در قالب طرح پایه کامل تصادفی در سه تکرار اجرا شد. تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS و جهت مقایسه میانگین‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن استفاده شد.

نهال‌ها و رسیدن به ارتفاع حدود ۱۵ سانتیمتر به مدت شش ماه در دو دوره رویشی بهار و تابستان (فروردین تا شهریورماه) بر اساس نقاط پتانسیلی مهم شامل: ظرفیت زراعی^۱ و نقطه پژمردگی^۲ و مشخصات خاک تحت آزمایش، وزن مرجع مشخص و با شش سطح فاصله آبیاری (۳، ۶، ۹، ۱۲، ۱۵ و ۱۸ روز) تحت تنش خشکی قرار گرفت. اشاره می‌گردد که نقاط پتانسیلی با استفاده از رابطه ساکستون [۲۷] و منحنی رطوبتی خاک مورد مطالعه، تعیین شد. بعد از پایان یافتن آزمایش اول که ۶ ماه طول کشید، آزمایش بازیابی نهال‌ها با آبیاری هر ۳ روز یک‌بار به مدت ۳۶ روز ادامه یافت. هرچند، با توجه به خشکیدگی نهال‌ها در سطوح بالا در ۱۵ و ۱۸ روز، تبادلات گازی برای این سطوح قابل سنجش نبود. میانگین حداقل و حداکثر دما، رطوبت نسبی شب و روز گلخانه در طول دوره هفت‌ماهه پژوهش به ترتیب ۱۸ °C، ۳۰ °C، ۳۲٪ و ۵۰٪ درصد بود.

اندازه‌گیری و آنالیز داده‌ها

اندازه‌گیری پتانسیل آبی و تبادلات گازی نهال استبرق

جدول ۱. خصوصیات فیزیکی-شیمیایی خاک گلدان‌ها

Zn (ppm)	Mn (ppm)	Fe (ppm)	K (ppm)	P (ppm)	N (%)	بافت شنی-لومی (%)			pH (گل اشباع)	هدایت الکتریکی (μs/m)
						رس	سیلت	شن		
۰/۰۸	۰/۰۲	۰/۱۳	۹	۰/۲	۱/۱۳	۵۰	۳۰	۲۰	۷/۷۱	۰/۳۲۸

نتایج

به‌طوری‌که آزمون T جفتی در بعضی صفات تبادلات گازی در نهال‌های سطوح خشکی و بازیابی آن نتایج معنی‌داری را نشان داد. پتانسیل آبی^۶ نهال استبرق به‌طور معنی‌داری در سطح آماری یک درصد تحت تأثیر شرایط تنش خشکی و بازیابی نهال‌ها قرار گرفت (جدول ۲). در آزمایش اول با افزایش فاصله آبیاری، پتانسیل آبی نهال‌ها روند نزولی را نسبت به آبیاری ۳ روز نشان داد، به‌طوری‌که

نتایج تجزیه واریانس یک‌طرفه^۳ نشان داد که نهال‌های استبرق به‌طور معنی‌داری در سطح آماری پنج و یک درصد تحت تأثیر تنش خشکی و بازیابی قرار گرفتند (جدول ۲). مقایسه میانگین دانکن در شرایط آزمایش اول و دوم، روند کاهشی را در صفات پتانسیل آبی و تبادلات گازی (فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و غلظت CO₂ بین سلولی) نهال استبرق نشان داد (شکل‌های ۱، ۲ و ۳).

⁴. Pressure Chamber

⁵. ADC BioScientific

⁶. Water Potential

¹. Field Capacity

². Plant Welting Point

³. One Way ANOVA

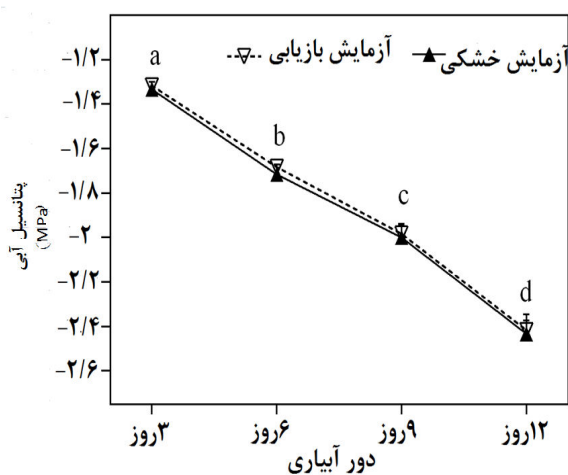
نرخ فتوسنتز خالص^۷ برگ نهال‌های استبرق به‌طور معنی‌داری در سطح آماری یک درصد تحت تأثیر تنش خشکی و بازیابی آن قرار گرفتند (جدول ۲). با افزایش سطح خشکی، روند کاهشی در میزان فتوسنتز در آزمایش خشکی و بازیابی دیده شد. به‌طوری‌که آزمایش بازیابی نهال‌ها، نرخ فتوسنتز بالایی را نسبت به شرایط تنش خشکی نشان داد (شکل ۱ ب). نتایج آزمون T جفتی در نهال‌های سطح خشکی با فاصله آبیاری ۶، ۹ و ۱۲ روز همراه با بازیابی، تفاوت معنی‌داری در سطح آماری یک و پنج درصد را نشان داد (جدول ۳).

بیشترین میزان پتانسیل آبی ($-1/33$ MPa) در نهال‌های با ۳ روز آبیاری دیده شد. در آزمایش دوم که با بازیابی کل سطوح نهال‌ها به فاصله زمانی ۳ روز انجام شد نیز، روند کاهشی مشاهده شد. بالاترین پتانسیل آبی در بازیابی نهال‌های تحت خشکی با ۳ روز آبیاری ($1/33$ MPa) دیده شد (شکل ۱ الف). بنابراین، نتایج آزمون T جفتی، تفاوت معنی‌داری بین دو آزمایش در کل سطوح خشکی و بازیابی آن نشان ندادند. به عبارتی، آزمایش بازیابی نتوانست از نظر سبب بهبود نرخ پتانسیل آبی نهال‌ها گردد، در حالی‌که تغییرات هرچند اندک در نهال‌های بازسازی دیده می‌شود.

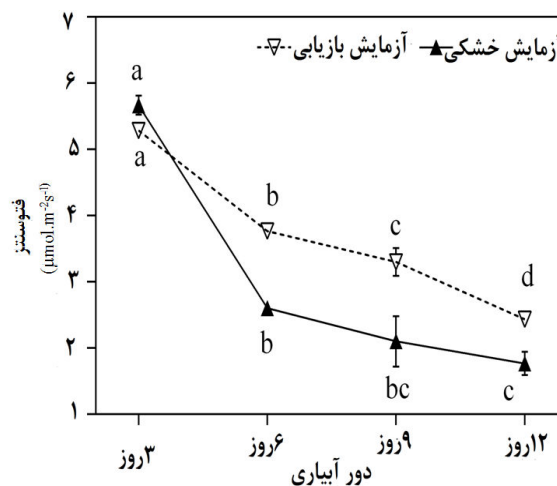
جدول ۲. میانگین مربعات اثرات تنش خشکی و بازیابی آن بر نرخ تبادلات گازی نهال استبرق

منابع تغییر	درجه آزادی	پتانسیل آبی	فتوسنتز	هدایت‌روزنه‌ای	تعرق	دما	هدایت مزوفیلی	غلظت CO ₂ بین سلولی	کارآیی مصرف آبی
خشکی	۳	**۰/۶۴۶	**۹/۵۹۸	**۳۴۰۵/۵	**۰/۱۱	**۱/۴۰۶	**۰/۰۰	**۱۸۶۲/۳	**۶۷/۶
خطا	۸	۰/۰۱۱	۰/۱۵۴	۱۵۰	۰/۰۰۱	۰/۰۲۵	۰/۰۰	۱۱۸/۵	۱۴/۰۹
کل	۱۱								
بازیابی	۳	**۰/۶۲۸	**۴/۲۷	**۱۲۲۵	**۰/۰۹۰	**۰/۰۳۷	**۰/۰۰	*۳۵۰/۸۸	**۵۱/۳۸
خطا	۸	۰/۰۰۴	۰/۰۵۳	۱۶۲/۵	۰/۰۰۱	۰/۰۰۳	۰/۰۰	۵۴/۷۵	۳/۰۶
کل	۱۱								

ns، *، ** به ترتیب بیانگر معنی‌داری در سطح ۰.۵، ۱ و ۵٪ و نبود معنی‌داری است. (میانگین \pm خطای معیار).



(الف)



(ب)

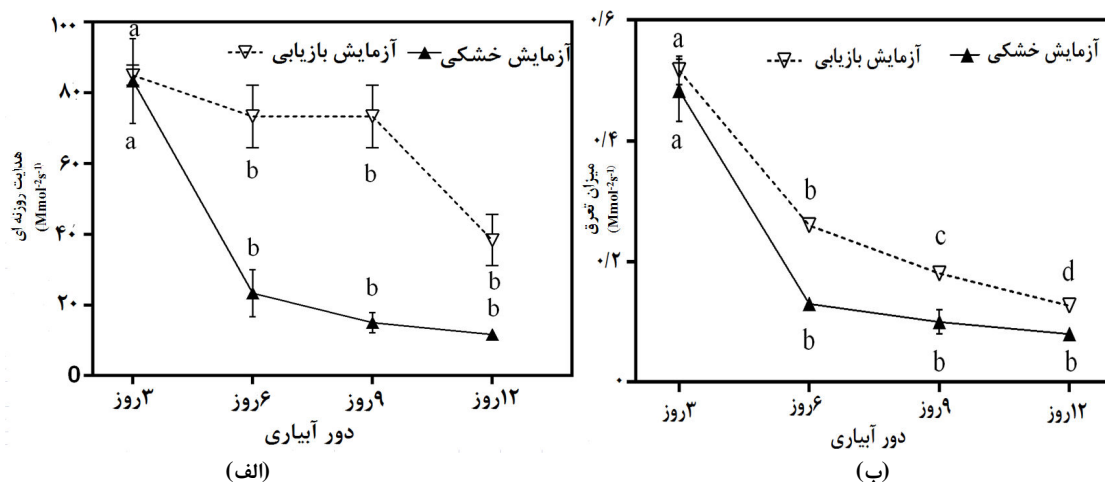
شکل ۱. اثر تنش خشکی و بازیابی بر روند الف) بهبود پتانسیل آبی و ب) میزان فتوسنتز در نهال استبرق حروف مختلف روی هر خط منحنی معرف معنی‌داری میانگین‌ها در سطوح مختلف دوره‌های آبیاری است.

ترتیب در سطح آماری پنج و یک درصد نشان داد (جدول ۳).

میزان هدایت مزوفیلی و دمای سطح برگ پاسخ معنی‌داری در سطح آماری یک درصد به شرایط تنش خشکی و بازیابی نهال‌ها نشان دادند (جدول ۲). با افزایش سطح تنش خشکی، پاسخ هدایت مزوفیلی نهال‌های استبرق، روند کاهشی در تمام سطوح تنش بود. پاسخ آن به بازیابی نهال‌ها در آزمایش دوم نیز روند کاهشی اما با نسبت و نرخ بیشتری در مقایسه با شرایط آزمایش اول، بود (شکل ۳ الف). به‌طوری‌که نتایج آزمون T جفتی تفاوت معنی‌داری (سطح آماری پنج درصد) را در بازیابی نهال‌های تحت شرایط خشکی آزمایش اول نشان نداد (جدول ۳). دمای سطح برگ در شرایط خشکی، با افزایش فاصله آبیاری روند افزایشی را نشان داد، اما در زمان بازیابی نهال‌ها در دمای سطح برگ به نسبت شرایط تنش خشکی میزان کمتر و روند تقریباً ثابتی دیده شد (شکل ۳ ب). پاسخ دمایی سطح برگ نهال‌های تحت شرایط خشکی ۹ و ۱۲ روز آبیاری با آزمایش بازیابی آن در آزمون T جفتی در سطح آماری یک درصد معنی‌داری بود (جدول ۳).

هدایت‌روزنه‌ای^۸ تحت تأثیر تنش خشکی و بازیابی نهال‌ها در سطح آماری یک درصد، معنی‌داری بود (جدول ۲). با افزایش فاصله‌های آبیاری در آزمایش اول، روند نزولی در هدایت‌روزنه‌ای نهال‌ها دیده شد، به‌طوری‌که بازیابی آن در آزمایش دوم، روند کاهشی در آن ولی با مقادیر بالاتری نسبت به شرایط خشکی آزمایش اول مشاهده شد (شکل ۲ الف). بنابراین، تفاوت معنی‌داری در سطح آماری پنج و یک درصد در بازیابی نهال‌ها با آزمون T جفتی در تمام سطوح تنش خشکی به‌جز سطح آبیاری ۳ دیده شد (جدول ۳).

تعرق^۹ در برگ‌های نهال استبرق پاسخ معنی‌داری به تنش‌های خشکی و بازیابی آن در سطح آماری یک درصد نشان داد (جدول ۲). به‌طوری‌که نرخ تعرق استبرق به تنش خشکی با افزایش فاصله آبیاری، کاهش می‌یابد. در حالی‌که آزمایش بازیابی، میزان بالاتری را در نرخ تعرق نهال‌های استبرق نسبت به شرایط خشکی نشان داد. در حالی‌که همچنان روند نزولی در نرخ تعرق نهال‌های تحت تنش دیده می‌شود (شکل ۲ ب). نتایج آزمون T جفتی در بازیابی و بهبود نهال‌های تحت شرایط تنش خشکی با فاصله آبیاری ۶ و ۹ روز تفاوت معنی‌داری به



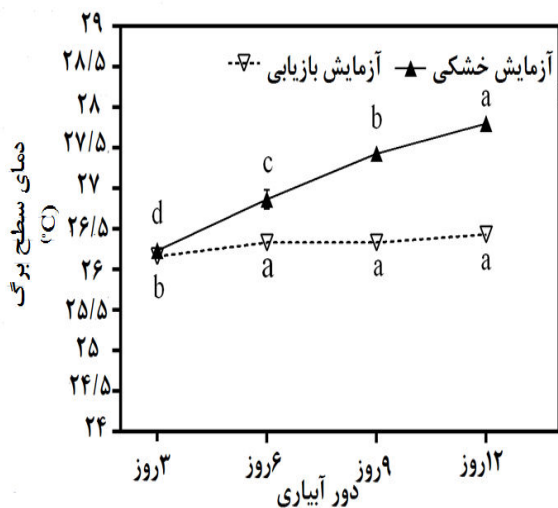
شکل ۲. اثر تنش خشکی بر روند (الف) بهبود میزان هدایت‌روزنه‌ای و (ب) تعرق در نهال استبرق
حروف مختلف روی هر خط منحنی معرف معنی‌داری میانگین‌ها در سطوح مختلف دوره‌های آبیاری است

⁸. Stomatal Conductance

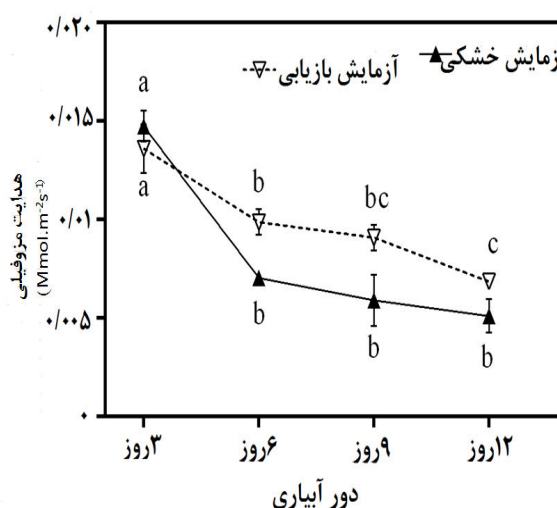
⁹. Evaporation

نهال‌ها، تفاوت معنی‌داری را در سطح آماری یک درصد، نشان داد (جدول ۲). به طوری که در شرایط خشکی و بازیابی کارآیی مصرف آبی نهال‌های استبرق روند افزایشی را نشان داد (شکل ۴ ب). آزمون T جفتی نشان داد که فقط بازیابی نهال‌هایی که در سطح تنش خشکی با فاصله ۶ روز آبیاری شدند، تفاوت معنی‌داری در سطح آماری یک درصد نشان می‌دهد (جدول ۳).

غلظت CO_2 بین سلولی^{۱۰} برگ نهال‌های استبرق اختلاف معنی‌داری را در نهال‌های تحت شرایط خشکی و بازیابی آن نشان داد (جدول ۲). به طوری که پاسخ آن به شرایط خشکی و بازیابی نهال‌ها با آبیاری ۳ روز، روند تقریباً کاهشی را نشان می‌دهد (شکل ۴ الف). آزمون T جفتی تفاوت معنی‌داری را با سطوسنتزی^{۱۱} در شرایط خشکی و کارایی مصرف آب فتوسنتزی^{۱۲} در شرایط خشکی و بازیابی

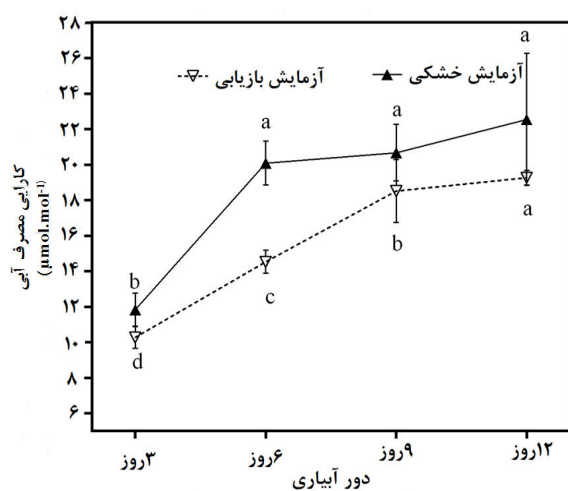


(الف)

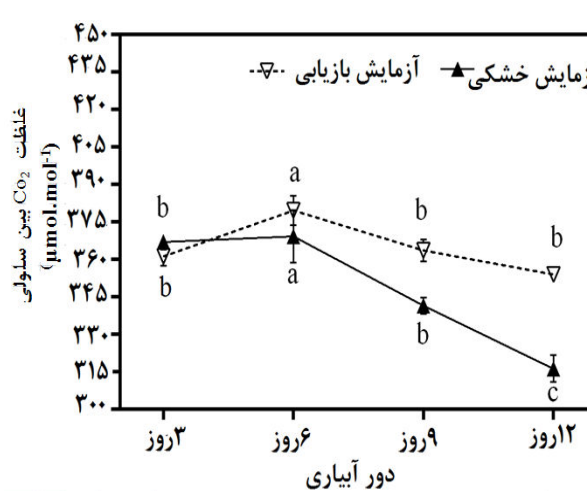


(ب)

شکل ۳. اثر تنش خشکی بر روند الف) بازیابی هدایت مزوفیلی و ب) دمای سطح برگ در نهال‌های استبرق
حروف مختلف روی هر خط منحنی معرف معنی‌داری میانگین‌ها در سطوح مختلف دوره‌های آبیاری است



(الف)



(ب)

شکل ۴. اثر تنش خشکی بر روند بازیابی غلظت CO_2 بین سلولی و ب) کارآیی مصرف آبی در نهال استبرق
حروف مختلف روی هر خط منحنی معرف معنی‌داری میانگین‌ها در سطوح مختلف دوره‌های آبیاری است

¹⁰. Mesophyll Conductance

¹¹. Photosynthesis Water Use Efficiency

¹². Photosynthesis Water Use Efficiency

جدول ۳- آزمون تی جفتی^۱ باز یابی نرخ تبادلات گازی نهال استبرق تحت تنش خشکی

خشکی	باز یابی	درجه آزادی	پتانسیل آبی	فتوسنتز	هدایت روزنه‌ای	تعرق	دما	هدایت مزوفیلی	CO ₂ بین سلولی	کارایی مصرف آبی
۳ روز	۳ روز	۲	ns ۰/۰۶۶ (±۰/۰۶۶)	ns ۰/۳۸۳ (±۰/۱۴۲)	ns ۱/۶۶ (±۶/۰)	ns ۰/۰۳۳ (±۰/۰۳)	ns -۰/۰۶ (±۰/۰۶)	ns -۰/۰۰۱ (±۰/۰۰۲)	ns -۵/۶۶ (±۵/۶۹)	ns -۱/۵۶ (±۰/۹۶)
۶ روز	۳ روز	۲	ns ۰/۰۳۳ (±۰/۰۱۶)	** ۱/۱۶ (±۰/۰۳۳)	* ۵۰/۰ (±۱۰/۰)	** ۰/۱۳ (±۰/۰۰۵)	ns -۰/۰۵۳ (±۰/۱۴)	ns ۰/۰۰۲ (±۰/۰۰۰۷)	ns ۱۰/۳۳ (±۹/۳۸)	** -۵/۵۵ (±۰/۵۹)
۹ روز	۳ روز	۲	ns ۰/۰۱۶ (±۰/۰۱۶)	* ۱/۲ (±۰/۳)	** ۵۸/۳۳ (±۷/۲۶)	* ۰/۰۸ (±۰/۱۱)	** -۱/۱ (±۰/۱۱)	ns ۰/۰۰۰۳ (±۰/۰۰۱)	ns ۲۲/۳۳ (±۶/۶۹)	ns -۲/۱۵ (±۲/۷۴)
۱۲ روز	۳ روز	۲	ns ۰/۰۱۶ (±۰/۰۴۴)	** ۰/۶۶ (±۰/۰۸۸)	* ۲۶/۶ (±۶/۰)	ns ۰/۰۴۶ (±۰/۰۱۲)	** -۱/۳۶ (±۰/۰۸)	ns ۰/۰۰۱۷ (±۰/۰۰۰۶)	ns ۳۷/۶۶ (±۷/۸۸)	ns -۳/۲۷ (±۴/۰۸)

ns و * و ** به ترتیب بیانگر معنی‌داری در سطح ۰.۱، ۰.۵٪ و نبود معنی‌داری است (میانگین ± خطای معیار).

بحث و نتیجه‌گیری

خشکی افزایش یافته بود [۱۶]. به نظر می‌رسد عامل اصلی بهبود ناقص فتوسنتز، خسارت وارد شده به فرآیند انتقال الکترون در سیستم فتوشیمیایی II و کارایی عملکرد کوانتومی آن باشد [۱۲]. بسته شدن روزنه‌ها اولین پاسخ به شرایط خشکی است که در درجه اول باعث کاهش سرعت فتوسنتز می‌گردد [۱۹]. تنش خشکی سبب بسته شدن روزنه‌های برگ و در نتیجه کاهش انتقال CO₂ به بافت‌های مزوفیلی شده و منجر به کاهش فتوسنتز گیاه می‌گردد [۷ و ۱۰]. بنابراین، اگر کاهش فتوسنتز با افزایش یا ثبات غلظت CO₂ بین سلولی همراه باشد، می‌توان نقش عوامل غیر روزنه‌ای را در محدودیت فتوسنتز مطرح نمود [۲۹].

مقدار هدایت روزنه‌ای و تعرق در نهال‌های تحت تنش خشکی و باز یابی به‌طور معنی‌داری کاهش یافتند. نتایج تحقیق بر روی گونه گندم [۱] تحت تنش خشکی نیز مشابه یافته‌های این تحقیق است. به‌طوری‌که پژوهشگران، احتمال بهبود هدایت روزنه‌ای با آبدهی دوباره را بیانگر محدودیت ناشی از عوامل غیر روزنه‌ای از جمله فرآیند بیوشیمیایی فرآوری کربن دانسته‌اند. در شرایط تنش، گیاه با کاهش تعداد و سطح برگ نرخ تعرق برگی خود را کاهش می‌دهد که در واقع یک مکانیسمی است که به مقاومت گیاه تحت تنش کمک می‌کند تا بتواند با حداقل اتلاف آب، تعادل آبی خود را حفظ نماید [۱۴].

این تحقیق نشان داد که پاسخ تبادلات گازی نهال‌های استبرق به‌طور معنی‌داری (سطح آماری پنج و یک درصد) تحت تأثیر تنش خشکی (آزمایش اول) و باز یابی نهال‌ها (آزمایش دوم) قرار دارد. به‌طوری‌که که در سطوح مختلف خشکی و باز یابی، کاهش معنی‌داری در بیشتر صفات تبادلات گازی نهال‌های استبرق نسبت به فاصله آبیاری ۳ روز دیده شد. این کاهش در اغلب موارد روند نزولی را نشان می‌دهد. باز یابی نهال‌ها سبب بهبود و باز سازی هدایت روزنه‌ای در سطوح خشکی بیش از ۳ روز، دما در سطح خشکی بیش از ۶ روز، تعرق در سطوح خشکی ۶ و ۹ روز، و فتوسنتز در سطوح خشکی ۶ و ۱۲ روز آبیاری شد. به‌طوری‌که بیشتر مؤلفه‌های تبادلات گازی نهال‌های استبرق به‌شدت تحت تأثیر تنش خشکی و باز یابی آن‌ها گرفت که با برخی یافته‌ها همخوانی دارد [۲۱ و ۳۰]. گیاهان زمانی که تحت تنش خشکی قرار می‌گیرند جهت تنظیم اسمزی^{۱۳}، تمایل به کاهش پتانسیل آبی دارند [۱۷]. در حالی که کاهش پتانسیل آبی نهال‌های استبرق، به بافت و اندام آبدار نسبت داده شده است [۲]. نهال‌های استبرق در سطوح مختلف خشکی کاهش معنی‌داری را در بیشتر متغیرها نشان دادند، به‌طوری‌که در آزمایش باز یابی، میزان برگشت‌پذیری تبادلات گازی نسبت به شرایط تنش

¹³. Osmotic adjustment

به طوری که توانایی سن برگ در بازیابی تنش خشکی بی تأثیر نیست [۹].

از نتایج این تحقیق می‌توان دریافت که نهال‌های استبرق از طریق بستن روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی، نرخ فتوسنتز را کاهش می‌دهند. به طوری که شرایط بازیابی کامل می‌تواند نرخ فتوسنتزی نهال‌ها را بهبود بخشد، ولی در تنش‌های شدیدتر خشکی (دوره ۱۵ و ۱۸ روز) با کاسته شدن رطوبت خاک، نهال به نقطه پژمردگی دائم می‌رسد. این امر ممکن است به عوامل غیر روزنه‌ای از جمله فرآیندهای بیوشیمیایی فرآوری کربن مرتبط باشد [۱]. به طور کلی، می‌توان نتیجه‌گیری کرد که نهال‌های استبرق توانایی بهبود و بازیابی نهال‌ها تحت شرایط خشکی طولانی مدت با فاصله آبیاری بیش از ۳ تا تقریباً ۶ روز، را در برخی صفات تبادلات گازی خواهند داشت.

تشکر و قدردانی: از همکاری مسئولان محترم آزمایشگاه جنگل و مرتع، گلخانه تحقیقاتی دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تربیت مدرس، کارشناسان مرکز رشد سازمان تحقیقات و جهاد خودکفایی ندسا، مرکز تحقیقات منابع طبیعی و کشاورزی استان بوشهر و تمامی کسانی که به نحوی در پیشبرد این تحقیق نقش داشته‌اند، نهایت سپاس و قدردانی را اعلام می‌داریم.

References

- [1]. Ahmadi, A., & Bicker, D. A. (2001). Limiting factors in photosynthesis, stomatal and a stomatal wheat under drought stress. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 31, 813-825 (in Farsi).
- [2]. Ajmal Khan, M., & Beena, N. (2002). Seasonal Variation in Water Relations of Desert Shrubs from Karachi. *Pakistan Journal of Botany*, 34 (4), 329-340.
- [3]. Alipoure, A. (2002). The introduction of desert and tropical plants suitable restoration. Rah Sobhan Press, iran (in Farsi).
- [4]. Behboudian, M. H., Walker, R. R., & Torokfalvy, E. (1986). Effects of water stress and salinity on photosynthesis of pistachio. *Science Horticulture*, 29, 251-261.
- [5]. Behboudian, M. H., Lawes, G. & Griffiths, S. (1994). The influence of water deficit on water relations, photosynthesis and fruit growth in Asian pear (*Pyrus serotina* Rehd.). *Scientia Horticultuae*, 60, 89-99.
- [6]. Condon, A. G., Richards, R. A., Rebetzke, G. J., & Farouhar, G. D. (2002). Improving intrinsic water use efficiency and crop yield. *Crop Science*, 42: 122-131.
- [7]. Cornic, G. (1994). Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis Photoinhibition of Photosynthesis. In: *Molecular Mechanisms to the Field*. (Eds. Baker, N.R. and Bowyer, J.R.), 297-313.
- [8]. Del Blanco, I. A., Rajaram, S., Kronstad, W. E., & Reynolds, M. P. (2000). Physiological performance of synthetic hexaploid wheat derived populations. *Crop Science*, 40, 1257-1263.
- [9]. Fischer, R. A., Rees, D., Sayre, K. D., Lu, Z. M., Candon, A. G., & Saavedra, A. L. (1998). Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. *Crop Science*, 38, 1467-1475.

نرخ غلظت CO_2 بین سلولی، با افزایش شدت خشکی و فاصله آبیاری، روند تقریباً نزولی را نشان می‌دهد ولی بازیابی نهال‌ها تأثیری بر نرخ آن نداشته و روند کاهشی خود را حفظ نموده است. کارایی مصرف آب در شرایط خشکی نسبت به سطح آبیاری ۳ روز، افزایش یافت به طوری که با اعمال بازیابی، به سرعت بهبود یافت و روند افزایشی نسبت به آبیاری ۳ روز دیده شد که با مشاهدات [۲۹] همخوانی داشت. کارایی مصرف آب فتوسنتزی، شاخصی است که نرخ فتوسنتز را به ازای هر واحد هدایت‌روزنه‌ای و تعرق نشان می‌دهد. همانند برخی یافته‌های [۹]، در این تحقیق مشخص شد که نهال‌های تحت تنش استبرق کارایی مصرف آب بالایی را دارند، و در شرایط آزمایش بازیابی کامل، این شاخص روند افزایشی دارد. این مکانیسمی است که گیاه جهت زنده ماندن و رشد به کار گرفته تا با حداقل آب قابل‌استفاده، حداکثر بهره مفید را داشته باشد [۲۶]. عامل اصلی محدودیت فتوسنتز را، کاهش هدایت مزوفیلی معرفی نموده‌اند. به طوری که، کاهش فتوسنتز و هدایت‌روزنه‌ای در تنش ملایم، نشان‌دهنده محدودیت روزنه‌ای در فتوسنتز است [۱]. بسته شدن روزنه‌ها موجب کاهش همزمان فتوسنتز و هدایت‌روزنه‌ای [۱۵]. و افزایش دمای برگ می‌شود [۲۳].

- [10]. Genty, B., Briantais, J. M., & Vieira, J. B. (1987). Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves. *Plant Physiology*, 83, 360-364.
- [11]. Heckathorn, S. A., DeLucia, E. H., & Zielinski, R. E. (1997). The contribution of drought-related decreases in foliar photosynthetic nitrogen concentration to decreases in capacity during and after drought in prairie grasses. *Physiology Plantarum*, 101, 173-182.
- [12]. James, A. Z., & William, R. G. (1998). Leaf water relations and plant development of three freeman maple cultivars subjected to drought. *Journal of American Social Horticulture of Science*, 123, 371-375.
- [13]. Katre, K., Joseph, N. T., Anu, D. S., Johanna, R., Jaak, S., & David, F. K. (2010). Diurnal changes in photosynthetic parameters of *Populus tremuloides*, modulated by elevated concentrations of CO₂ and/or O₃ and daily climatic variation. *Environmental Pollution*, 158, 1000-1007
- [14]. Ke, B. D., Bao, X. S., & Lin, X. (2008). Estimation of genetic variances in flood tolerance of poplar and selection of resistant F₁ generations. *Agroforestry System*, 1-15.
- [15]. Koc, N., Barutcular, C., & Genc, I. (2003). Photosynthesis and productivity of old and modern durum wheat in a mediterranean environment. *Crop Science*, 43, 2089-2098.
- [16]. Koichi, M., Shigemi, T., Toshihiko, M., & Kazuyoshi, K. (2005). Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environment of Experiment Botany*, 53, 205-214.
- [17]. Kramer, J. K., & Boyer, J. S. (1995). *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press. (California), 1495pp.
- [18]. Lawlor, D.W. (1995). The effect of water deficit on photosynthesis. In: *Environment and Plant Metabolism, Flexibility and Acclimation* (Eds. Smirnof, N.). BIOS Scientific Publisher. London.
- [19]. Mahajan, S. & Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stress: an over view. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444, 139-158.
- [20]. Maroti, L., Tuba, Z., & Csik, M. (1984). Changes of chloroplast ultrastructure and carbohydrate level in *Festuca*, *Achilla*, and *Sedum* during drought and after recovery. *Journal of plant physiology*, 116, 1-10.
- [21]. Rahimi, A., Jahansouz, M. R., Rahimian mashhadi, H. R., Pouryousef, M., & Maddah Hosseini, S. (2009) the effect of water stress on photosynthesis traits of two *Plantago* species. *Journal of Crops Improvement*, 11, 49-63 (in Farsi).
- [22]. Ranjbarfardooei, A., Samson, R.V., Damme, P., & Lemeur, R. (2000). Effects of drought stress induced by polyethylene glycol on pigment content and photosynthetic gas exchange of *Pistacia khinjuk* and *P. mutica*. *Photosynthetica*, 38 (3), 443-447.
- [23]. Ritchie, S.W., Nguyen, H. T., & Haloday, A. S. (1990). Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Science*, 30, 105-111
- [24]. Romero, P., Navarro, J. M., Garcia, F., & Ordaz, P. B. (2004). Effects of regulated deficit irrigation during the pre-harvest period on gas exchange, leaf development and crop yield of mature almond trees. *Tree Physiology*, 24, 303-312.
- [25]. Rouhi, V. R., Samson, R., Lemeur, P., & Damme, V. (2007). Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 59, 117-129.
- [26]. Sadati, A. (2011). Reproduction methods in white pellets (*Populus caspica* Bornm.) And examine the characteristics of morphology, physiology of plants under drought and waterlogging stress. Ph.D. thesis, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran (in Farsi).
- [27]. Saxton, K. E., Rawls, W. J., Romberger, J. S., & papendick, R. I. (1986). Estimating generalized soilwater characteristics from texture. *Soil Scientific of Social American journal*, 50, 1031-1036.
- [28]. Singh, U., Wadhvani, A. M., & Johri, B. M. (1996). *Dictionary of economic plants of India*. Indian Council of Agricultural Research, 38-39.
- [29]. Siosemardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K., & ebrahimzadeh, H. (2003). Stomatal and nonstomatal Limitations to photosynthesis and their relationship with drought resistance in Wheat Cultivars. *Iranian Journal of Agriculture of Science*, 34, 94-105 (in Farsi).

- [30]. Souza, R. P., Machado Silva, E. C., Lagoa, J. A. B., & Silveria, J. A. G. (2004). Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 51, 45–56.
- [31]. Subramanian, V. B., & Maheswari, M. (1990). Stomatal conductance, photosynthesis and transpiration in green gram during, and after relief of, water stress. *Indian Journal of Experiment Biology*, 28, 542-544.
- [32]. Subramanian, V. B., & Maheswari, M. (1990). Stomatal conductance, photosynthesis and transpiration in green gram during, and after relief of water stress. *Indian Journal of Experiment of Biology*, 28, 542-544.
- [33]. Weng, J. H. (1993). Photosynthesis of different ecotypes of *Miscanthus* spp. as affected by water stress. *Photosynthetica*, 29 (1), 43–48.
- [34]. Wul Stan, D., Wullschleger, C. A., Gunderson, P. J., Hanson, K., Wilson. B., & Norby, R. J. (2002). Sensitivity of stomatal and canopy conductance to elevated CO₂ concentration-interacting variables and perspectives of scale. *New Phytologist*, 153, 485-496.
- [35]. Zhang, X., Wu, N., & Li, C. (2005). Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents. *Arid Environment*, 60, 567-579.

Gas exchange recovery of *Calotropis procera* Ait. seedling in different irrigation periods

- 1- M. Bahmani, MSc student of Tarbiat Modarres University, Tehran, Iran
- 2- M. Tabari, Associate Professor of Tarbiat Modarres University, Tehran, Iran
abkar804@yahoo.com
- 3- Gh. A. Jalali, Associate Professor of Institute of Soil and Water Research, Tehran, Iran
- 4- E. Sadati, Associate Professor of Natural Resources Research Center, Sari, Iran

Received: 01 May 2014

Accepted: 13 Sep 2014

Abstract

The present study aimed to investigate rate of photosynthetic recovery *Calotropis procera* seedling under drought stress at greenhouse conditions were conducted. This research was at two separate experiments, first experiments, 6 level periodic drought stress (3, 6, 9, 12, 15 and 18 days of irrigation interval) to 180 days and then second experiment, full recovery seedlings after the first experiment for 36 days in a completely randomized design with three replications. Gas exchange values of seedling under drought stress and recovery were significantly influenced. Drought stress and recovery experiments with increasing values of gas exchange parameters except for the water use efficiency and leaf temperature decreased. Paired T Test, values of water potential seedlings, mesophyll conductance, and intracellular concentration of CO₂ and water use efficiency show of the recovery in drought levels. In general photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and leaf temperature at the drought levels more than 3 days irrigation approximately in some of drought levels, demonstrated seedling recovery.

Keywords: Calotrope; Drought; Photosynthesis; Recovery; Stomatal conductance.