

جنگل و فرآورده‌های چوب، مجله منابع طبیعی ایران
دوره ۶۹، شماره ۱، بهار ۱۳۹۵

تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۰۸/۲۸

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۰۸/۰۸

ص ۹۷-۱۱۰

ارزیابی مقاومت به خشکی در گلابی جنگلی (*Pyrus boissieriana* Buhse).

- ❖ مهرداد زرافشار؛ دانش‌آموخته دکتری، گروه جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
- ❖ مسلم اکبری‌نیا*؛ دانشیار، گروه جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
- ❖ سید محسن حسینی؛ استاد، گروه جنگلداری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
- ❖ مهدی رهایی؛ استادیار، گروه مهندسی علوم زیستی، دانشکده علوم و فنون نوین، دانشگاه تهران، تهران، ایران

چکیده

ژرم‌پلاسم‌های وحشی گونه‌های باغی منابع ارزشمندی‌اند که می‌توان در باغداری و جنگلداری پایدار از آنها استفاده کرد. در این پژوهش، ژرم‌پلاسم وحشی گلابی (*Pyrus boissieriana* Buhse) از یک اکوسیستم جنگلی (جوزک-درکش، خراسان شمالی) جمع‌آوری و در یک آزمایش گلخانه‌ای، پتانسیل مقاومت آن به خشکی براساس پارامترهای فیزیولوژی، رشد و بیوشیمیایی ارزیابی شد. در شرایط گلخانه و با اعمال قطع آبیاری در نهال‌های شش ماهه، پس از ۱۸ روز علائم پژمردگی برگ ظاهر شد. مطالعه پارامترهای تبادلات گازی نشان می‌دهد که با شدت گرفتن خشکی، پارامترهای هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و تعرق به حداقل می‌رسد. کاهش فتوسنتز در طول دوره آزمایش سبب کاهش رشد و برگ‌زایی شد، درحالی که بیوماس ریشه و ساقه در مقایسه با نهال‌های شاهد، کاهش معنی‌داری نداشت. در پایان آزمایش، پتانسیل آبی برای گیاهان کنترل ۰/۶۶- و برای گیاهان تحت تنش خشکی ۲/۲۲- مگاپاسکال ثبت شد. کاهش پتانسیل آبی سبب کاهش محتوای نسبی رطوبت برگ تا حدود ۵۷ درصد و در پی آن، افزایش نشت الکترولیت تا حدود ۴۵ درصد شد. محتوای کلروفیل a و b کاهش معنی‌داری نداشت، ولی محتوای کارتنوئید افزایش نشان داد. مقدار پرولین افزایش معنی‌داری نداشت. در نهایت می‌توان اظهار کرد که گلابی جنگلی با کاهش برخی از فعالیت‌های فیزیولوژیک (تبادلات گازی، پتانسیل آبی و محتوای نسبی رطوبت) و افزایش برخی از مؤلفه‌های آنتی‌اکسیدانتی (کارتنوئید) یک دوره هجده‌روزه بدون آبیاری را متحمل شد، ولی بدون شک به مطالعات تکمیلی به‌ویژه اعمال خشکی در عرصه و استفاده از آنالیز بیان ژن‌ها و پروتئین‌ها برای تصمیم‌گیری کلی نیاز است.

واژگان کلیدی: اکوسیستم طبیعی، تنش خشکی، رنگیزه‌های گیاهی، سازوکار مقاومت، گلابی جنگلی.

مقدمه

در حال حاضر هیچ راه منطقی برای افزایش نزولات جوی در طول مدت خشکی وجود ندارد؛ بنابراین انتخاب ژنوتیپ‌ها و ارقام مقاوم بهترین راه همراهی با خشکی است [۱۱]. ژرم پلاسما وحشی گونه‌های زراعی و باغی در اکوسیستم‌های طبیعی منابع ارزشمندی‌اند که در پژوهش‌های بنیادین مدنظر قرار می‌گیرند؛ چراکه این ژرم‌پلاسماهای وحشی به واسطه کسب سازگاری‌های مورفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و حتی مولکولی در طول سالیان متمادی، تحمل زیادی به استرس خشکی پیدا می‌کنند [۱۲]. جنگل‌های شمال ایران از دوران سوم زمین‌شناسی به‌جای مانده‌اند. ژرم‌پلاسما وحشی گلابی^۲، سیب^۳، گیلاس^۴، گردو^۵، توت^۶، انجیر^۷، آلوچه^۸ و ازگیل^۹ منابع ارزشمندی‌اند که می‌توان در باغداری و جنگلداری آنها را به‌کار گرفت. در این پژوهش گیاه مورد نظر، گونه گلابی وحشی انتخاب شد؛ چراکه گونه‌ای است جنگلی-باغی با کاربرد وسیع در جنگلکاری که ژرم‌پلاسما وحشی آن در جنگل‌های شمال ایران غنی است [۱۳] و بعد از انگور و سیب، مهم‌ترین محصول باغی مناطق معتدله به‌شمار می‌رود [۱۴] که از دیرباز ارقام مختلف آن در ایران کشت می‌شود. معیارهای متنوعی همچون تغییر در تخصیص بیوماس، تغییر در خصوصیات ظاهری، و تغییر در عملکردهای فیزیولوژیک و بیوشیمیایی می‌توانند مبنای ارزیابی گونه‌های گیاهی در برابر خشکی باشند [۱۵]، [۱۶]. برخی از این معیارها درباره ارقام داخلی و وارداتی

بدون تردید پدیده تغییر اقلیم^۱ در مقیاس جهانی بزرگ‌ترین رخداد طبیعی در دهه‌های پیش‌رو خواهد بود که محققان مهم‌ترین عوامل آن را افزایش گازهای گلخانه‌ای، افزایش دمای سطح کره زمین و آشفته‌گی نظام بارندگی می‌دانند [۱]. محاسبات و پیش‌بینی‌های علمی حاکی از آن است که تا اواسط قرن حاضر، گازهای گلخانه‌ای دمای سطح کره زمین را ۵/۸-۱/۴ درجه سانتی‌گراد افزایش خواهند داد [۲]. از این‌رو به‌واسطه اثرهای منفی افزایش دما بر چرخه آب، پدیده خشکی و خشکسالی در آینده چشمگیر خواهد بود [۳]. پژوهشگران معتقدند که فراوانی رخداد خشکسالی طولانی مدت تا سه‌برابر [۴] و خشکسالی کوتاه‌مدت (۶-۴ ماه) تا دوبرابر افزایش خواهد یافت [۵]. به‌طور کلی ۲۶ درصد سطوح قابل استفاده کره زمین در معرض خشکسالی قرار دارند [۶] که بی‌شک کشور پهناور ایران که دوسوم آن مناطق خشک و نیمه‌خشک با بارندگی سالانه کمتر از ۱۵۰ میلی‌متر است [۷، ۸]، سهم بزرگی در این محاسبه پیدا می‌کند؛ چراکه میانگین نزولات آسمانی در ایران (۲۵۰ میلی‌متر) از یک‌سوم میانگین جهانی (۸۶۰ میلی‌متر) نیز کمتر است [۹]. البته وقوع خشکسالی‌های اخیر در ایران به‌ویژه در سال زراعی ۱۳۸۶-۸۷ که تأثیر زیادی بر زراعت آبی و دیم داشت [۱۰] نیز ادعای اخیر را تأیید می‌کند؛ از این‌رو خشکسالی‌های اخیر ایران از یک سو و لزوم ثبات در تولیدات کشاورزی و باغی و تأمین مواد غذایی برای جمعیت روزافزون کشور از سوی دیگر چالش بزرگی است که نیاز به پژوهش‌های بنیادین را گوشزد می‌کند.

2. *Pyrus*
3. *Malus*
4. *Cerasus*
5. *Juglans*
6. *Morus*
7. *Ficus*
8. *Prunus*
9. *Mespilus*

1. Climate Change

مشخصات خاک گلدان‌ها شامل اسیدیته ۵/۸، رس ۲۴ درصد، شن ۶۰ درصد و سیلت ۱۶ درصد بود. متوسط دمای حداکثر ۴۰ درجه سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۳۵ درصد و شدت نور ۱۵۰۰ لوکس (در ساعت ۱۳) از مهم‌ترین شرایط گلخانه تحقیقاتی بود. تا روز شروع آزمایش نهال‌های مذکور هفته‌ای سه بار و برحسب تجربه به دست آمده هر بار با ۵۰۰ سی‌سی آب تا حالت ظرفیت زراعی خاک آبیاری شدند. برای اعمال تنش خشکی از روش قطع آبیاری تا زمان مشاهده علائم پژمردگی برگ استفاده شد [۱۹]. نهال‌های کنترل دو تا سه بار در هفته آبیاری شدند. علائم پژمردگی برگ^۲ در نهال‌های تحت استرس خشکی پس از ۱۸ روز از قطع آبیاری ظاهر شد؛ بنابراین ژرم‌پلاسم گلابی وحشی طی مدت ۱۸ روز تحت تنش خشکی ارزیابی شد.

شاخص‌های ارزیابی شده

تبادلات گازی

شاخص‌های نرخ فتوسنتز خالص^۳، هدایت روزنه‌ای^۴ و تعرق^۵ بر روی ۱۵ گیاه از هر تیمار (با استفاده از دستگاه Lcpro+ Gas Exchange (ADC Bioscientific Ltd.) ساخت انگلستان) در روزهای هفتم، دهم، سیزدهم و هجدهم پس از قطع آبیاری ثبت شد. هوای آفتابی و بدون ابر در حوالی ساعت ۹ تا ۱۱ صبح از شرایط روزهای اندازه‌گیری بود.

شاخص‌های رشد و بیوماس

با استفاده از توزین تمامی گلدان‌ها بعد از آبیاری (بعد از خروج آب گرانشی از گلدان) و توزین مجدد گلدان‌ها

گلابی به منظور مقایسه مقاومت به خشکی مدنظر قرار گرفته است [۱۷، ۱۸]، ولی تاکنون براساس اطلاعات نگارندگان، گزارشی در زمینه پتانسیل مقاومت به خشکی از ژرم‌پلاسم وحشی این گونه وجود ندارد؛ از این رو در تحقیق حاضر در یک مطالعه گلخانه‌ای، ژرم‌پلاسم گلابی وحشی^۱ در سنین اولیه رویشی تحت تیمار قطع آبیاری آزمایش شده است تا در نهایت جوابگوی سؤالات زیر باشد:

۱. ژرم‌پلاسم وحشی گلابی تا چه مدت می‌تواند شرایط بدون آبیاری را در سنین اولیه رویشی متحمل شود؟
۲. تأثیرات مخرب خشکی در چه بُعدی (مورفولوژی، فیزیولوژی یا بیوشیمیایی) نمود بیشتری پیدا می‌کند؟

مواد و روش‌ها

مرحله کاشت گلدانی و اعمال تیمار خشکی

این تحقیق در گلخانه تحقیقاتی دانشکده منابع طبیعی دانشگاه تربیت مدرس واقع در شهرستان نور (مازندران) در تابستان ۱۳۹۱ در قالب یک طرح کاملاً تصادفی با پنج‌تکرار برای هر تیمار انجام گرفت. ابتدا با جمع‌آوری بذر از درختان مادری گلابی وحشی با مبدأ جنگل‌های جوزک - درکش (خراسان شمالی - بجنورد)، ۳۰۰ اصله نهال تولید شد. ۱۰۰ اصله نهال همگن (میانگین قطر نهال‌ها = $4/52 \pm 0/08$ و میانگین ارتفاع نهال‌ها = $21/94 \pm 0/8$) انتخاب و داخل گلدان‌های پلاستیکی با حجم ۳ لیتر با خاک همگن (مخلوطی از خاک قهوه‌ای جنگل + خاک مزرعه + ماسه) بازکاشت شد تا در ادامه آزمایش استفاده شوند. مهم‌ترین

2. Leaf rolling
3. Net CO₂ Assimilation Rate
4. Stomatal Conductance
5. Transpiration

1. *Pyrus Boissieriana* Buhse



خشک شدن آب روی آنها با استفاده از کاغذ صافی، دوباره وزن شدند تا وزن اشباع^۳ محاسبه شود. در نهایت نمونه های اشباع شده ۴۸ ساعت در آون با دمای ۸۰ درجه سانتی گراد قرار گرفتند و وزن خشک^۴ آنها اندازه گیری شد. با استفاده از رابطه ۱ محتوای نسبی رطوبت برگ محاسبه شد [۲۱]. در این رابطه FW وزن تر، DW وزن خشک و TW وزن اشباع است.

$$RWC = \left(\frac{FW - DW}{TW - DW} \right) \times 100 \quad (1)$$

ج) مقدار نشت الکترولیت

یک برگ از هر نهال به طور تصادفی انتخاب شد. سپس برگ نهال با استفاده از تیغ به تکه های مساوی تقسیم شد و پس از آبکشی توسط آب مقطر، در ۱۰ سی سی آب مقطر در ظروف فالکون به مدت ۲۴ ساعت غوطه ور شد. پس از ۲۲ ساعت هدایت الکترولیت ها با استفاده از یک دستگاه هدایت سنج اندازه گیری و به عنوان هدایت الکتریکی ۲۴ (EC ۲۴) ثبت شد. سپس نمونه ها ۲ ساعت در حمام آب گرم با دمای ۹۰ درجه سانتی گراد جوشانده شدند. پس از رسیدن دمای نمونه ها به دمای اتاق، هدایت الکترولیت ها دوباره اندازه گیری شد و حداکثر هدایت الکتریکی از این طریق ثبت شد. نسبت هدایت الکتریکی ۲۴ به حداکثر برحسب درصد به عنوان شاخص آسیب غشایی محاسبه شد [۲۲].

پارامترهای بیوشیمیایی

الف) رنگیزه های گیاهی

ابتدا ۰/۱ گرم از برگ های منجمد شده (سه تکرار برای هر گیاه) در ۸۵- درجه سانتی گراد به همراه ۰/۱

در انتهای دوره آزمایش (روز هجدهم)، میزان رشد یا افزایش بیوماس گیاهی ثبت شد. با ثبت پارامترهای قطر یقه و ارتفاع با دستگاه کالیپر دیجیتالی و علامت گذاری آخرین برگ و تکرار این اندازه گیری ها به ترتیب میزان رشد قطری، ارتفاعی و برگ زایی ثبت شد. در پایان آزمایش ۲۰ گیاه از هر تیمار از گلدان خارج شد و بیوماس برگ تازه با استفاده از ترازوی دیجیتال، طول ریشه و ساقه با استفاده از خط کش و میانگین سطح برگ ها با استفاده از دستگاه (Leaf Area Meter Model LI-3000, Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) اندازه گیری و ثبت شد. چند برگ با تکرار کافی برای ادامه تحقیقات با استفاده از ازت مایع به صورت جامد منجمد شده و در دمای ۸۵- درجه سانتی گراد نگهداری شد. بعد از خشک کردن برگ ها در آون با دمای ۸۵ درجه سانتی گراد به مدت ۴۸ ساعت، بیوماس خشک ریشه، ساقه و برگ نیز توزین شد.

پارامترهای فیزیولوژی

الف) پتانسیل آبی گیاه

در پایان دوره آزمایش و در سحرگاه (پیش از طلوع آفتاب) پتانسیل آبی در آوند چوبی^۱ در ۲۰ گیاه با استفاده از دستگاه بمب فشار قابل حمل (Skye, SKPM 1400, UK) اندازه گیری و ثبت شد [۲۰].

ب) محتوای نسبی رطوبت برگ

وزن سه برگ بالغ از هر نهال منتخب اندازه گیری و به عنوان وزن تر^۲ ثبت شد. سپس نمونه ها ۲۴ ساعت در قوطی های حاوی آب مقطر در دمای ۴ درجه سانتی گراد قرار داده شدند تا به حالت اشباع خود برسند و پس از

3. Tourjesanse Weight

4. Dry Weight

1. Xylem Water Potential

2. Fresh Weight



در طول موج ۵۲۰ نانومتر با اسپکتروفتومتر قرائت شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها

همه داده‌های به دست آمده در محیط نرم افزار Excel سازماندهی و نمودارهای مربوط با استفاده از این نرم افزار ترسیم شد. تجزیه و تحلیل های آماری با استفاده از نرم افزار آماری SPSS انجام گرفت. داده‌های تبادلات گازی که در طول آزمایش و در روزهای مختلف ثبت شده بودند، تحت یک طرح تکرار در زمان^۱ بررسی شدند. داده‌های کمی رشد، فیزیولوژی و بیوشیمیایی پس از آزمون نرمالیتی و همگنی با استفاده از آزمون t غیرجفتی تجزیه و تحلیل شد. با تکیه بر آزمون پیرسون نیز همبستگی و روابط برخی از پارامترها در نظر گرفته شد.

نتایج و بحث

گیاهان سازوکارهای متنوع و بسیار پیچیده‌ای از قبیل سازوکارهای مولکولی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی برای مقابله با کم‌آبی دارند که بر حسب مدت و زمان خشکی از یک سو [۲۵، ۲۶] و البته تنوع ژنتیکی گونه‌ها و جمعیت‌ها از سوی دیگر متفاوت و متنوع است [۲۷]. از دیرباز ارقام و ژنوتیپ‌های وحشی گلابی در فلات ایران به سبب مقاومت به انواع تنش‌های زنده و غیرزنده کانون توجه بوده‌اند [۱۷]. هدف این تحقیق، درک سازوکار مقاومت به خشکی در ژرم پلاسما وحشی گونه *P. boissieriana* بود؛ چراکه بر حسب تجربه به عنوان پایک همواره مورد توجه باغداران محلی است. آزمون

گرم کربنات کلسیم و ۴ میلی لیتر استون ۸۰ درصد در تاریکی عصاره‌گیری شد. عصاره حاصل در ۴۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۱۰ دقیقه در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شد. مقدار جذب محلول رویی در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۵، ۶۶۳ و با استفاده از دستگاه (BioTec Instrument,) ELISA Redear (Inc.-USA) قرائت شد. محتوای کلروفیل بر حسب گرم در گرم وزن تر به ترتیب توسط رابطه‌های ۲ تا ۴ محاسبه شد [۲۳].

(۲) (A645) - ۰/۰۰۲۶۹ - (A663) ۰/۰۱۲۷ = غلظت کلروفیل a

(۳) (A663) - ۰/۰۰۴۶۸ - (A645) ۰/۰۲۲۹ = غلظت کلروفیل b

(۴) (A645) - ۰/۰۶۳۰۸ - (A663) ۰/۰۱۴۴ - (A470) = غلظت کارتنوئید

ب) محتوای پرولین

اندازه‌گیری پرولین در برگ‌های منجمد شده با استفاده از روش [۲۴] انجام گرفت. برای این منظور ۰/۱ گرم از نمونه منجمد شده در دمای ۴۰- درجه سانتی‌گراد با ۵ میلی لیتر محلول اسید سولفوسالیسیلیک ۳ درصد عصاره‌گیری شد و پس از سانتریفیوژ کردن (۶۰۰۰ دور در دقیقه، ۱۵ دقیقه، ۴ درجه سانتی‌گراد)، ۲ میلی لیتر از عصاره صاف شده برداشته و با ۲ میلی لیتر معرف نین‌هیدرین و ۳۰ میلی لیتر اسید استیک گلاسیال مخلوط شد و ۲ میلی لیتر اسید استیک نیز اضافه شد و در حمام آب گرم (۹۵ درجه سانتی‌گراد، ۱ ساعت) قرار گرفت. پس از سرد شدن نمونه‌ها در یخ، ۴ میلی لیتر تولوئن به نمونه‌ها افزوده شد و پس از مخلوط کردن به مدت ۲۰ دقیقه در تاریکی قرار داده شد و سپس ۱۵ دقیقه ورتکس شد. مقدار جذب مایع رویی که در تولوئن حل شده و به رنگ صورتی بود

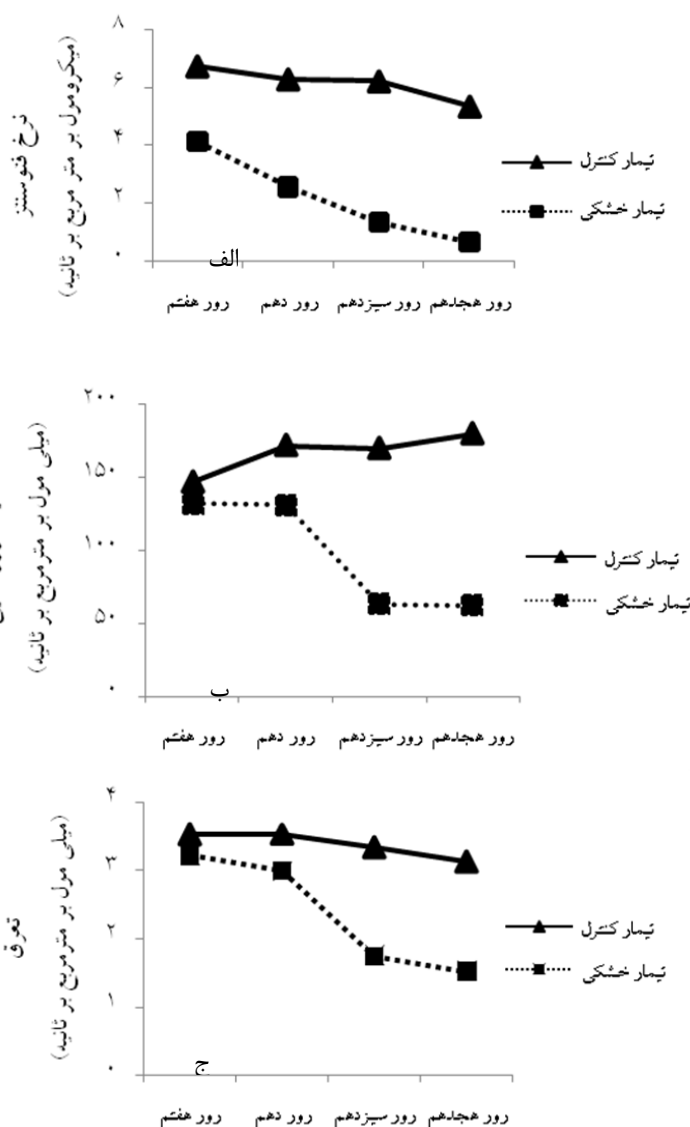
به طوری که بعد از هجده روز کاهش شایان توجهی (حدود ۶۰ درصد) را نسبت به گیاهان شاهد نشان دادند (شکل ۱). مطالعه روند تبادلات گازی در نهال‌های گلابی وحشی در یک دوره هجده روزه بدون آبیاری اثبات کرد که بعد از یک هفته، روزه‌ها با دریافت سیگنال‌های هورمونی از قبیل آبسزیک اسید از طرف ریشه [۲۵، ۲۸] و به واسطه کاهش هدایت روزه‌ای مقدار فتوسنتز را کاهش دادند. میزان هدایت روزه‌ای به شدت تحت تأثیر رطوبت خاک است [۲۹]؛ بنابراین با گذر زمان و کاهش هرچه بیشتر رطوبت خاک، گلابی جنگلی نیز هدایت روزه‌ای و در پی آن فتوسنتز خود را کاهش داد، به طوری که در انتهای دوره آزمایش مقادیر بسیار ناچیزی دیده شد که این کاهش با پدیده پژمردگی برگ همزمان بود که البته شیب ناگهانی و شدید در روند کاهش در بین روزه‌های دهم و سیزدهم به ویژه برای تعرق و هدایت روزه ثبت شد.

تکرار در زمان حاکی از آن است که پارامترهای فتوسنتز، هدایت روزه‌ای و تعرق تحت تأثیر خشکی (اثر اصلی) و زمان آزمایش (اثر درونی) قرار گرفتند. از طرف دیگر تقابل این دو اثر نیز تأثیر معنی‌داری بر تبادلات گازی نهال‌های گلابی وحشی داشت، اگرچه مقدار تعرق در این رابطه اختلاف معنی‌داری را نشان نداد (جدول ۱). مقایسه روند فتوسنتز در گیاهان شاهد و تحت خشکی در طول دوره آزمایش نشان می‌دهد که کم‌آبی بعد از یک هفته سبب کاهش میزان فتوسنتز به مقدار ۳۷/۴۸ درصد شد. با ادامه تنش خشکی، سیر نزولی فتوسنتز مشهود بود، به طوری که بعد از هجده روز میزان فتوسنتز مقادیر ناچیزی را نشان داد. تأثیر منفی خشکی بر رفتار روزه نیز در طول قطع آبیاری بر نهال‌ها مشاهده شد، به طوری که در پایان دوره خشکی گیاهان استرس‌یافته بیش از ۶۰ درصد هدایت روزه‌ای خود را نسبت به گیاهان کنترل کاهش دادند. گیاهان تحت استرس برای حفظ رطوبت با گذشت زمان تعرق را کاهش دادند،

جدول ۱. تأثیر تنش خشکی و گذشت زمان بر تبادلات گازی نهال‌های گلابی وحشی در قالب آزمون تکرار در زمان

تعرق ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	هدایت روزه‌ای ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	فتوسنتز ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	
۶/۲۲۷*	۰/۱۰۶*	۴/۲۷۷*	اثرهای اصلی تیمار خشکی
۱۸/۳۳۴*	۰/۰۱۳*	۰/۲۸۵*	اثرهای درونی زمان
۰/۱۳۹ ns	۰/۰۱۳*	۰/۰۷۴*	زمان × تیمار خشکی

توضیح: اعداد گزارش شده مرتبط با میانگین مربعات است.



شکل ۱. مطالعه روند فتوسنتز (الف)، تبادلات گازی (ب) و تعرق (ج) در نهال‌های تحت تنش خشکی در طول دوره آزمایش

مدیترانه‌ای یونان با متوسط دمای ۳۴-۳۱ درجه سانتی‌گراد [۳۱] نیز گزارش شده است. همچنین تحقیقات درباره گونه‌های *Jatophra* (Euphorbiaceae) در اتافک رشد با شرایط دمایی و رطوبتی اپتیمم نشان داده است که کنترل هدایت روزنه‌ای مهم‌ترین راهکار این گیاهان برای تحمل خشکی است [۳۲، ۳۳]. یافته‌های پژوهش حاضر مؤید آن است که علی‌رغم میانگین حداکثر دمای به نسبت زیاد گلخانه (۴۰ درجه

به نظر می‌رسد که راهبرد کاهش تبادلات گازی در پاسخ به تنش خشکی یک پدیده عمومی محسوب می‌شود، چراکه پیش از این در مورد برخی از ژنوتیپ‌های گلابی در یک آزمایش گلدانی در تابستان در پیکانشهر تهران [۱۷]، در مورد گونه‌های پسته وحشی در یک آزمایش گلخانه‌ای با متوسط دمای ۲۷ درجه سانتی‌گراد و رطوبت ۶۵ درصد [۳۰] و در مورد گونه زیتون در یک آزمایش مزرعه‌ای در شرایط

برگ‌های مسن‌تر یکی دیگر از راهبردهای این گونه برای تحمل خشکی بوده است، چراکه گیاهان تحت استرس حدود ۶۰ درصد کاهش برگ‌زایی داشته‌اند که نشان می‌دهد گیاه طی این فرایند با کاهش سطح کانوپی خود، میزان تعرق را کاهش داده است [۳۵]. سطح برگ، سطح ویژه برگ و بیوماس خشک برگ کاهش معنی‌داری را نشان نمی‌دهد. تأثیر تنش خشکی بر بیوماس ساقه و ریشه نهال‌های گلابی وحشی معنی‌دار نیست، ولی بیوماس برگ تازه کاهش معنی‌داری را نشان داد. به‌طور کلی ریشه در مقایسه با ساقه و برگ کمتر تحت تأثیر اثرهای منفی خشکی قرار می‌گیرد [۳۶] و انتظار بر این است که گیاه انرژی خود را در افزایش بیوماس ریشه متمرکز کند [۳۷]. کاهش بیوماس برگ تازه (حدود ۳۴ درصد) بارزترین تغییر در اجزای گیاه گلابی وحشی بوده است.

سانتی‌گراد)، گونه گلابی جنگلی توانست شرایط خشکی را حداکثر تا ۱۸ روز از طریق محدود کردن تبدلات گازی به‌ویژه فتوسنتز متحمل شود؛ اما بدون شک با کاهش فتوسنتز تأثیرات منفی آن بر پیکره گیاه قابل انتظار است. کاهش رشد و بیوماس گیاه از بارزترین اثرهای محدودیت فتوسنتز است [۳۴]. بعد از اجرای آزمون t غیرجفتی در رابطه با رشد و بیوماس، نتایج حاکی از آن است که فقط میزان افزایش بیوماس گیاهی (وزن گیاه)، رشد قطری و ارتفاعی، میزان برگ‌زایی و بیوماس برگ سبز اختلاف معنی‌داری را بین گیاهان کنترل و تحت تنش نشان می‌دهد (جدول ۲). اعداد ثبت‌شده نشان می‌دهد که در انتهای دوره آزمایش در اثر اعمال تنش خشکی حدود ۵۰ درصد کاهش در رشد قطری و ارتفاعی و افزایش بیوماس کل نهال‌های تحت استرس دیده می‌شود. کاهش برگ‌زایی و ریزش

جدول ۲. اثر تنش خشکی بر صفات رویشی ژرم‌پلاسما وحشی گلابی

پارامترهای مورفولوژیک	تیمار خشکی	تیمار شاهد
افزایش بیوماس	۰/۰۷۰±۰/۰۰۹	۰/۱۵۸±۰/۰۱۲
رشد قطری	۴/۲۷۳±۰/۵۹۰	۸/۲۱۴±۰/۸۷۹
رشد ارتفاعی	۰/۳۴۷±۰/۰۱۶	۰/۴۲۲±۰/۰۳۰
برگ‌زایی	۲/۷۱۱±۰/۳۱۴	۷/۱۵۳±۰/۴۵۵
سطح برگ	۵/۵۶۴±۰/۳۶۵	۵/۷۱۱±۰/۳۲۳
سطح ویژه برگ	۰/۳۹۴±۰/۱۱۶	۰/۲۶۲±۰/۰۵۱
بیوماس برگ سبز	۳/۱۴۱±۰/۳۰۲	۴/۷۰۰±۰/۳۵۶
بیوماس برگ خشک	۱/۳۲۶±۰/۳۰۸	۱/۳۷۵±۰/۲۱۰
بیوماس خشک ریشه	۳/۷۲۸±۰/۲۴۸	۳/۷۴۰±۰/۲۸۵
طول ریشه	۴۵/۸۰۹±۲/۱۴۳	۵۳/۱۲۰±۲/۳۸۲
وزن ویژه ریشه	۰/۰۸۱±۰/۰۰۶	۰/۰۷۴±۰/۰۰۷
بیوماس ساقه	۱/۶۲۷±۰/۱۶۶	۱/۵۶۲±۰/۱۵۸

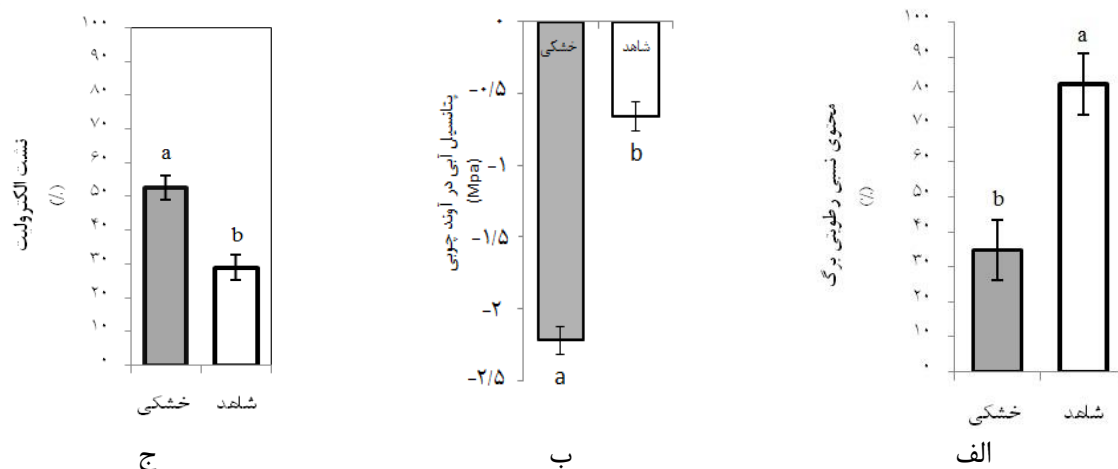
اعداد گزارش‌شده به‌صورت میانگین ± اشتباه معیار بوده و علامت * نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار آماری بعد از اجرای آنالیز t غیروابسته در سطح ۵ درصد است

خشکی‌اند. محتوای نسبی رطوبتی برگ، شاخصی است که براساس آن وضعیت آب سلول ارزیابی می‌شود [۴۰] و بی‌شک با کاهش رطوبت برگ در طی

زیست‌شناسان گیاهی معتقدند که کاهش نرخ فتوسنتز [۳۸] و آماس و تورژسانس سلولی [۳۹] مهم‌ترین عوامل کاهش بیوماس گیاه تحت استرس

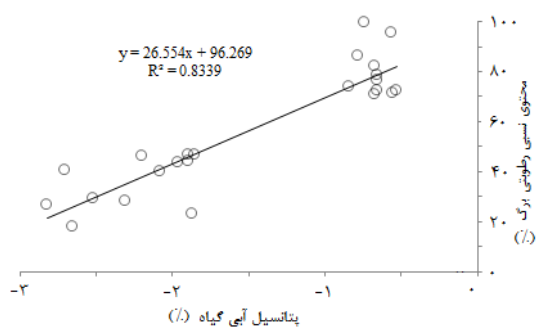
نیز تأیید شد، چراکه با کاهش پتانسیل آبی در نهال‌ها کاهش محتوای نسبی رطوبت نیز مشاهده شد ($R^2=0.83$). در بیشتر گونه‌های گیاهی کاهش پتانسیل آبی در مدت زمان خشکی گزارش شده است [۴۴] و گونه‌های مقاوم‌تر در مواجهه با خشکی ثبات و پایداری بیشتری را در این فاکتور نشان می‌دهند [۴۵]. نرخ نشت الکترولیت معیار مناسبی برای ارزیابی شدت تخریب سلول گیاهی در طی تنش‌های محیطی است [۲۲]. آزمایش شدت تخریب سلول گیاهی نشان می‌دهد که نشت الکترولیت در نهال‌های تحت خشکی ۴۵ درصد افزایش داشته است که حاکی از آثار سوء تنش خشکی بر سلول گیاهی است (شکل ۲)؛ ولی به نظر می‌رسد که همراستا با مقدار RWC این تخریب بعد از تأمین مجدد نیاز آب گیاه بازگشت‌پذیر باشد. در نهایت روابط رگرسیونی حاکی از آن است که بین پتانسیل آبی گیاه و محتوای نسبی رطوبتی برگ، همبستگی مثبت و چشمگیری وجود دارد ($R^2=0.83$) و از طرفی دیگر همبستگی منفی بین محتوای نسبی رطوبتی برگ و نشت الکترولیت نیز تأیید شد ($R^2=0.44$) (شکل ۳) که این موضوع در گیاه *Poa pratensis* نیز مشاهده شده است [۴۶].

تنش خشکی، کاهش آماس سلولی و در پی آن کاهش بیوماس برگ اتفاق می‌افتد. محتوای نسبی رطوبت در برگ کاهش فاحش و معنی‌داری را نشان می‌دهد (حدود ۵۷ درصد در مقایسه با گیاهان شاهد). ارزیابی مقادیر RWC در نهال‌های تحت خشکی حاکی از آن است که این مقدار بیشتر از ۳۵ درصد است؛ از این رو براساس نظر قیصر [۴۱] در این دوره هجده‌روزه به احتمال زیاد به سلول گیاهی آسیب جدی وارد نشده است و در صورتی که این نهال‌ها آبیاری شوند گیاه خود را به‌کندی بازیابی خواهد کرد. برپایه نظر این محقق، مقدار RWC در سه گروه ۱۰۰-۷۰ درصد (برگشت‌پذیر)، ۷۰-۳۵ درصد (به‌کندی برگشت‌پذیر) و کمتر از ۳۵ درصد (مرگ سلول گیاه) تقسیم شده است. آنالیز آماری نشان می‌دهد که گیاه گلابی در پاسخ به تنش خشکی بعد از ۱۸ روز حدود ۷۰ درصد پتانسیل آبی را در آوند چوبی خود کاهش داد، به طوری که این مقدار برای گیاهان کنترل ۰/۶۶- و برای گیاهان تحت تنش خشکی ۲/۲۲- مگاپاسکال ثبت شده است. بین محتوای نسبی رطوبت و پتانسیل آبی گیاه ارتباط معنی‌داری وجود دارد [۴۲، ۴۳] که در گلابی جنگلی

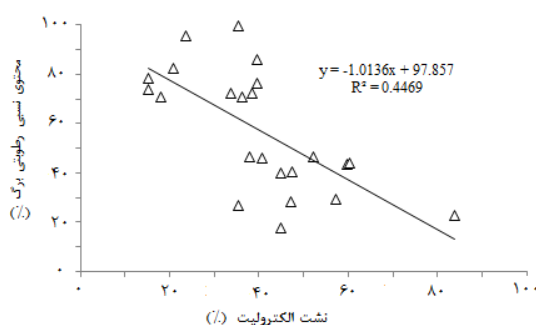


شکل ۲. تأثیر تنش خشکی بر رطوبت نسبی برگ (الف)، پتانسیل آبی گیاه (ب) و نشت الکترولیت (ج)

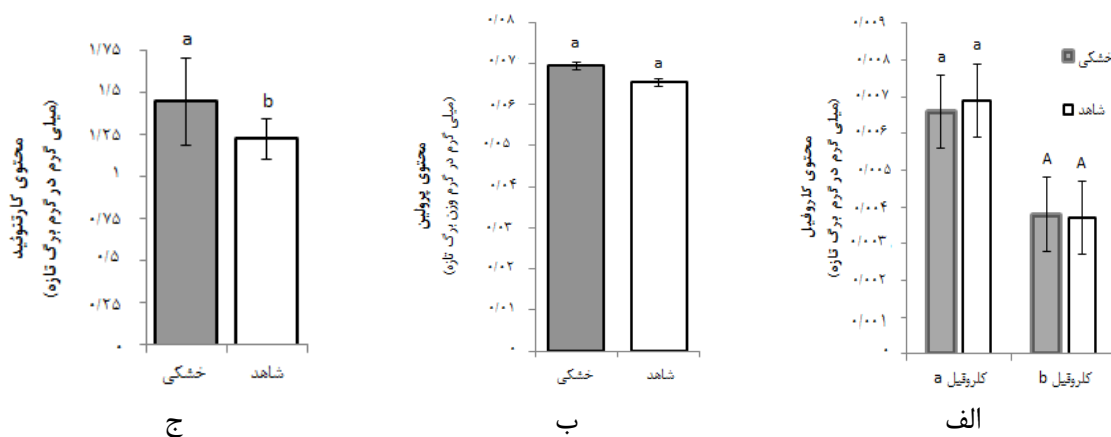
مشاهده می‌شود کلروفیل a حدود ۵ درصد کاهش داشته است، ولی از لحاظ آماری معنی‌دار نیست. حفظ کلروفیل و عدم تخریب و تجزیه آن در طی تنش خشکی نشان‌دهنده مقاومت یک گونه به این استرس محیطی است [۴۹] که در ژرم پلاسما و حشی گلابی نیز مشاهده شد. محتوای کارتنوئید پس از تحمیل تنش خشکی افزایش معنی‌داری داشت (۱۵ درصد) که این موضوع به توان آنتی‌اکسیداتی کارتنوئید و تأثیر آن در جaro کردن گونه‌های اکسیژن فعال مرتبط است [۵۰] از این رو می‌توان اذعان داشت که یکی از سازوکارهای گلابی جنگلی برای مقابله با تنش اکسیداتیو و جلوگیری از کلروفیل‌لاز، افزایش محتوای کارتنوئید است.



افزایش تجمع مواد تنظیم‌کننده اسمزی از قبیل پرولین و کربوهیدرات‌های محلول، تأثیر زیادی در کاهش پتانسیل آبی گیاه دارد [۴۷]. اگرچه افزایش جزئی و غیرمعنی‌دار (حدود ۶ درصد) مقدار پرولین گیاهان تحت استرس ثبت شد، تأثیر پرولین در تعدیل پتانسیل اسمزی گیاه پوشیده نیست و شاید تأثیر سایر اسمولیت‌های تنظیم‌کننده بیشتر بوده است. در این تحقیق تأثیر تنش خشکی بر مقدار رنگیزه‌های گیاهی نیز ارزیابی شد (شکل ۴) و نتایج آن نشان داد که کمبود آب در طول هجده روز تأثیر کاهشی و معنی‌داری بر غلظت کلروفیل a و b نداشت. کلروفیل a نسبت به کلروفیل b حساسیت بیشتری به استرس خشکی دارد [۴۸]، به طوری که در این تحقیق نیز



شکل ۳. رابطه بین محتوای نسبی رطوبتی برگ با پتانسیل آبی گیاه و میزان نشت الکترولیت



شکل ۴. تأثیر تنش خشکی بر محتوای کلروفیل (الف)، پرولین (ب) و کارتنوئید (ج) در برگ



نتیجه گیری

یافته‌های این تحقیق نشان داد که اعمال تنش فقدان آبیاری در یک دوره هجده روزه بر ژرم پلاسِم وحشی گلابی (*P. boissieriana*) اثر منفی چشمگیری بر مقدار رنگیزه‌های گیاهی و پرولین نداشته است، زیرا تفاوت معنی‌داری بین گیاهان شاهد و تحت استرس از این لحاظ مشاهده نشد. به نظر می‌رسد گونه گلابی جنگلی به واسطه کاهش پتانسیل آبی و محتوای نسبی

رطوبت، فعالیت روزنه‌های خود را کاهش می‌دهد و از طریق برگ‌ریزی و کاهش برگ‌زایی، تعرق خود را به حداقل می‌رساند. موارد یادشده به انضمام افزایش کارتنوئید به عنوان سازوکار مقاومت به خشکی این گونه شایان ذکر است. در نهایت پیشنهاد می‌شود که تحقیقات مشابه در عرصه، روش‌های دیگر اعمال تنش خشکی با زمان‌های مختلف و البته تکیه بر آنالیزهای مولکولی مورد توجه سایر محققان قرار گیرد.

References

- [1]. IPCC. (2007). Climate Change 2007: synthesis report. In Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Eds. R.K. Pachauri and A. Reisinger. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- [2]. Coccozza, C., Cherubini, P., Regier, N., Saurer, M., Frey, B., and Tognetti, R. (2010). Early effects of water deficit on two parental clones of *Populus nigra* grown under different environmental conditions. *Functional Plant Biology*, 37:244–254.
- [3]. Ryan, M. G. (2011). Tree responses to drought. *Tree Physiology*, 31: 237–239.
- [4]. Sheffield, J., and Wood, E. F. (2008). Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics*, 31: 79–105.
- [5]. Guo, J., Yang, Y., Wang, G., Yang, L., and Sun, X. (2010). Ecophysiological responses of *Abies fabri* seedlings to drought stress and nitrogen supply. *Physiologia Plantarum*, 139: 335–347.
- [6]. Blum, A., and Sulivan, C.Y. (1986). The comparative drought resistance of landraces of sorghum and millet from dry and humid regions. *Annals of Botany*, 57:835-846.
- [7]. Khodabandeh, N. (2001). *Cereals*, University of Tehran Press, Tehran, 537 pp.
- [8]. Gupta, U. S. (1975). *Physiological Aspects of Dry land Farming*, Translated by Sarmadnia, Gh. H. and Kucheki, A. Jahad University of Mashhad Press, Mashhad, 424 pp.
- [9]. Alizadeh, A., (2008). *Principles of Applied Hydrology*, University of Emam Reza Press, Mashhad, 941 pp.
- [10]. Aghaee Sarbarzeh, M., Rostae, M., Mohammadi, R., Haghparast, R., and Rajabi, R. (2009). Determination of Drought Tolerant Genotypes in Bread Wheat. *Electronic Journal of Crop Production*, 2(1): 1-23.
- [11]. Ganjali, A., Bagheri, A., and Porsa, H. (2010). Evaluation of chickpea (*Cicer arietinum* L.) germplasm for drought resistance. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 7(1):183-194
- [12]. Ashraf, M., and Karimi, F. (1991). Screening for some cultivar/line of black gram for resistance to water stress. *Journal of Tropical Agriculture*, 68:57-62.
- [13]. Vavilov, V. (1994). *Origin and geography of cultivated plants*. D. Love (translator). Cambridge university press. Cambridge. England, 135 pp.
- [14]. Tang, H., Luo, Y., and Liu, C. (2008). Plant regeneration from in vitro leaves of four commercial *Pyrus* species. *Plant Soil Environmental*, 54 (4): 140–148.
- [15]. Wang, M., Limin, D., and Lanzhu, J. (2002). Effect of soil moisture status on some ecophysiological indexes of dominant tree species in the pine broadleaf forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 21(1): 1-5.
- [16]. Yang, M., Pei, B., and Zhidi, Z. (2002). Index analysis on comprehensive judgment of drought resistance ability of white poplar hybrid colons. *Scientia Silvae Sinicae*, 38(6): 36-42.
- [17]. Javadi, T., Arzani, K., and Ebrahim Zadeh, H. (2005). Evaluation of soluble carbohydrates and proline in nine Asian pear cultivars (*Pyrus seratonia*) under drought stress. *Iranian Journal of Biology*, 17(4):12-24
- [18]. Javadi, T., and Bahramnjad, B. (2011). Relative Water Content and Gas Exchange of Wild Pear Genotypes under Stress Conditions. *Journal of Horticultural Science*, 24(2): 223-233.



- [19]. Siemens, J. A., and Zwiazek, J. J. (2003). Effects of water deficit stress and recovery on the root water relations of trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings. *Plant Science*, 165:113-120.
- [20]. Ritchie, G. A., and Hinckley, T. M (1975). The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advancement in Ecological Research*, 9: 165-254.
- [21]. Martínez, JP., Silva, H., Ledent, J.F., and Pinto, M. (2007). Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *European Journal of Agronomy*, 26: 30-38.
- [22]. Campos, P. S., Quartin, V., Ramalho, J. C., and Nunes, M. A. (2009). Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. *Plants. Journal of Plant Physiology*, 160: 283-292.
- [23]. Arnon, D. I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts: Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24: 1-15.
- [24]. Bates, L., Waldren, R. P., and Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39: 205-207.
- [25]. Chaves, M. M., Maroco, J. P., and Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30: 239-264.
- [26]. Ingram, J., and Bartels, D. (2003). The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47: 377-403.
- [27]. Hamanishi, E.T., Raj, S., Wilkins, O., Thomas, B.R., Mansfield, S. D., and Plant, A. L. (2010) Intraspecific variation in the *Populus balsamifera* drought transcriptome. *Plant Cell and Environment*, 33: 1742-1755.
- [28]. Wilkinson, S., and Davies, W. J. (2002). ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant. Cell and Environment*, 25:195-210.
- [29]. Jones, H. G. (1992). *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, 428 pp.
- [30]. Ranjbarfardoei, A., Samson, R., Van Damme P., and Lemeur, R. (2000). Effects of osmotic drought stress induced by polyethylene glycol on pigment content and photosynthetic gas exchange of *Pistacia khinjuk* and *P. mutica*. *Photocynthetica*, 38: 443-447.
- [31]. Angelopoulos, K., Dichio, B. and Xiloyannis, C. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*olea europaea* l.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany*, 47: 1093-1100.
- [32]. Diaz-Lopez, L., Gimeno, V., Simon, I., Martinez, V., Rodriguez-Ortega, W. M., and Garcia-Sanchez, F. (2012). *Jatropha curcas* Seedlings Show a Water Conservation Strategy under Drought Conditions Based on Decreasing Leaf Growth and Stomatal Conductance. *Agricultural Water Management*, 105: 48-56.
- [33]. Sapeta, H., Costa, J. M., Lourenco, T., Maroco, J., van der Linde, P., and Oliveira, M. M. (2013). Drought Stress Response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environmental and Experimental Botany*, 85:76-84.
- [34]. Chaves, M. M., and Oliveira, M. M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 55: 2365-2384.
- [35]. Boyer, J. S. (1970). Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology*, 46: 233-235.



- [36]. Hsiao, T. C., and Xu, L. K. (2000). Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany*, 51:1595–1616.
- [37]. Arndt, S. K., Clifford, S. C. and Wanek, W. (2001). Physiological and morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. *Tree Physiology*, 21(11): 705-715.
- [38]. Diallo, A. T., Samb, P. I., and Roy-Macauley, H. (2001). Water status and stomatal behaviour of cowpea, *vigna unguiculata* (L.) walp, plants inoculated with two glomus species at low soil moisture levels. *European Journal of Soil Biology*, 37:187-196.
- [39]. Poulos, H. M., Goodale, U. M., and Berlyn, G. P. (2007). Drought response of two mexican oak species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxylla* (Fagaceae), in relation to elevational position. *American Journal of Botany*. 94: 809–818.
- [40]. Fu, J., Fry, J., and Haung, B. (2004). Minimum water requirements for four turf grasses in the transition zone. *Hortscience*, 39:1740-1749.
- [41]. Kaiser, W. M. (1987) Effect of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum*, 71:142-144.
- [42]. Ober, E. S., Bloa, M. L., Clark, C. J. A., Royal, A., Jaggard, K.W., and Pidgeon, J. D. (2005) Evaluation of physiological traits as indirect selection criteria for drought tolerance in sugar beet. Elsevier Science, 10: 231- 249.
- [43]. Oneill, P. M., Shanahan, J. F., and Schepers, J. S. (2006). Use of Chlorophyll Fluorescence Assessments to Differentiate Corn Hybrid Response to Variable Water Conditions, *Crop Science. Plant Physiology*, 24:1-15.
- [44]. Gindaba, J., Rozanov, A., and Negash, L. (2004) Response of seedlings of two *eucalyptus* and three deciduous tree species from ethiopia to severe water stress. *Forest Ecology and Management*, 201: 119- 129.
- [45]. Hall, A.E. (2005). *Crop responses to environment*. Translated by M. Kafi., Kamkar, B. and Mahdavi Damghani, A. Ferdowsi University Press, Mashhad, 327 pp.
- [46]. Wang, Z., Huang, B., Bonos, S. T., and Meyer, W. (2004). Abscisic acid accumulation in relation to drought tolerance in Kentucky bluegrass. *Hortscience*, 39 (5): 1133-1137
- [47]. Martin, B., Tauer, C. G., and Lin, R. K. (1999) Carbon isotope discrimination as a tool to improve water-use efficiency in tomato. *Crop Science*, 39: 1775–1783.
- [48]. Oncel, I., Keles, Y., and Ustun, A. S. (2000) Interactive effects of temperature and heavy metal stress on the growth and some biochemical compounds in wheat seedlings. *Environmental Pollution*, 107: 315–320.
- [49]. Tarahomi, G., Lahoti, M., and Abasi, F. (2010). Effect of drought stress on variations of soluble sugar chlorophyll and potassium in *Salvia leriifolia* benth. *The Quarterly Journal of Biological Sciences Spring*, 3(2):1-7.
- [50]. Hashempour, F., Rostami Shahraji, T., Assareh, M.H., and Shariat, A. (2011). Impact of drought stress on some physiological traits in five eucalypt species. *Iranian Journal of Forest and Poplar Research*, 19(2): 222-233