

تاثیر تنش خشکی خاک بر روابط آبی اکالیپتوس (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.)

محمدهادی راد^{۱*}، محمدحسن عصاره^۲، مهدی سلطانی^۳ و آناهیتا شریعت^۴

^۱ مربی پژوهشی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان یزد

^۲ استاد پژوهش، گروه زیست فناوری مؤسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور

^۳ کارشناس پژوهشی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان یزد

^۴ کارشناس پژوهشی، مؤسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور

(تاریخ دریافت: ۹۰ / ۵ / ۱، تاریخ پذیرش: ۹۰ / ۹ / ۲)

چکیده

اکالیپتوس (*E. camaldulensis* Dehnh.) از گونه‌های مهم کاشت‌شده در ایران بوده که سطح قابل توجهی از جنگل‌های دست‌کاشت را به خود اختصاص داده است. گونه‌ای تندرشد و دارای مقاومت بالا نسبت به شرایط نامناسب محیطی است. با این وجود کمبود آب در خاک می‌تواند بر کمیت و کیفیت رشد گیاه تاثیرگذار باشد. به‌منظور بررسی تاثیر تنش خشکی بر روابط آبی آن، آزمایشی با استفاده از لایسیمترهای وزنی و زهکش‌دار در شرایط طبیعی و در ایستگاه تحقیقات بیابان‌زدایی شهید صدوقی یزد به مدت سه سال به‌اجرا درآمد. آزمایش با سه تیمار ۱۰۰ درصد (شاهد)، ۷۰ درصد (تنش متوسط) و ۴۰ درصد (تنش شدید) ظرفیت زراعی در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی و در سه تکرار اجرا شد. نتایج بررسی‌های به‌عمل‌آمده نشان داد که رفتارهای فیزیولوژیکی گیاه شامل پتانسیل آب، گنجایش نسبی آب (RWC) و میزان قندهای محلول در برگ، تحت تاثیر میزان دسترسی گیاه به آب قرار گرفتند. همچنین افزایش مقدار رطوبت خاک تاثیری بر مقدار قندهای محلول در ریشه و مقدار پرولین برگ نداشت ($P < 0/05$). با افزایش مقدار رطوبت خاک، گنجایش نسبی آب افزایش یافت ($P < 0/001$). افزایش رطوبت خاک موجب کاهش پتانسیل آب ($P < 0/001$) و مقدار قندهای محلول در برگ ($P < 0/001$) شد. نتایج مذکور بیانگر واکنش گیاه به تنش خشکی از طریق تطابق اسمزی با افزایش مقدار قندهای محلول در برگ‌ها و در نتیجه افزایش پتانسیل آب و جذب آب بیشتر از خاک است، هرچند این توانایی کم است. با این شرایط این گیاه را نمی‌توان جزء گیاهان مقاوم به خشکی قلمداد کرد.

واژه‌های کلیدی: اکالیپتوس (*E. camaldulensis* Dehnh.)، تنش خشکی، پتانسیل آب، گنجایش نسبی آب، قندهای محلول، پرولین.

مقدمه و هدف

گیاهان می‌توانند به وسیله جذب حداکثری آب از خاک یا اتلاف حداقلی آب از اندام‌های خود، با تنش خشکی مقابله نمایند (Arndt et al., 2001). برای مقاومت به خشکی مکانیزم‌های متعدد مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی از قبیل تغییر در ساختار گیاه، کاهش مقدار رشد، کاهش پتانسیل اسمزی بافت‌های گیاهی، هدایت روزنه‌ای، تغییر در غلظت ABA و تغییر در نوع آنزیم‌ها به کار گرفته می‌شود (Zhang et al., 2005; Lei et al., 2007; Sanches-Blanco et al., 2008). برخی از گیاهان قادرند به‌طور نسبی دوره‌های طولانی خشکی را پشت سر گذارند. تطابق اسمزی بالا، نسبت بالای ریشه به شاخه و همچنین راندمان تعرق یا کارایی مصرف آب بالا از راهکارهای تحمل و سازگاری این گیاهان به خشکی است. با این شرایط گیاه قادر خواهد بود تا با وجود کمبود آب، پتانسیل آبی خود را بالا نگه داشته و آن را قادر سازد تا تورژسانس سلولی^۱ و رشد را حفظ نموده و از اثرات بعدی خشکی دوری گزینند (Gebre & Tschaplinski, 2000; Sanchez-Blanco et al., 2008). تطبیق اسمزی یک فرایند سازگاری است که گیاه را قادر می‌سازد تا علی‌رغم پایین بودن پتانسیل اسمزی، تورژسانس خود را حفظ نماید (Martinez et al., 2004; Maricle et al., 2007; Ma et al., 2008). با منفی شدن پتانسیل اسمزی و در نتیجه پتانسیل آب در برگ‌ها، گیاه قادر خواهد بود آب را از خاک جدا نموده و در بافت‌های خود ذخیره کند یا مورد استفاده قرار دهد. در حالتی که آب به اندازه کافی در اختیار گیاه باشد و برگ‌ها حالت اشباع به خود بگیرند، پتانسیل آب برگ‌ها یک بار و با کاهش مقدار رطوبت خاک، مقدار آن کاهش و بسته به نوع گونه گیاهی ممکن است برای بسیاری از گیاهان مناطق خشک حتی به ۸۰- بار نیز تقلیل یابد (راد و همکاران، ۱۳۸۷). مقدار پتانسیل آب در اواخر شب یا صبحگاهان^۲، به دلیل بسته بودن روزنه‌ها و کاهش کمبود بخار اشباع جو، در کمینه خود و در اواسط روز^۳ در بیشینه است. اختلاف

میان مقدار پتانسیل آب در روز و شب بیانگر شرایط مساعد یا نامساعد دریافت آب از خاک توسط گیاه است. بزرگ‌تر بودن پتانسیل آب گیاه، قبل از پژمردگی بیانگر توانایی گیاه به جذب آب بیشتر از خاک و مقاومت بیشتر گیاه به خشکی است. این توانایی به‌عنوان یک ویژگی برای گونه‌های مختلف مطرح است (Mitlohner, 1997). مقدار پتانسیل آب در گیاه به وضعیت اجزاء آن بستگی دارد. در این رابطه پتانسیل اسمزی به‌عنوان مهم‌ترین جزء پتانسیل آب مطرح بوده و گیاه اجازه می‌یابد تا با تعدیل یا تطابق اسمزی، با شرایط نامساعد محیطی و از آن جمله تنش خشکی مقابله نماید (Gao et al., 2004). تجمع پتاسیم را در مراحل اولیه تنش و قندها را در مراحل پایانی تنش در سلول‌های *E. camaldulensis*، عامل اصلی کاهش پتانسیل اسمزی دانسته‌اند (Masinde et al., Hasegawa et al., 2000). گزارش کرده‌اند هنگامی که گیاهان در معرض تنش خشکی و شوری قرار می‌گیرند شروع به ساختن و تجمع مواد محلولی چون آمینواسیدها (مثل پرولین و آسپاراتیک اسید)، پروتئین‌ها، قندها (مثل ساکارز، گلوکز و مانیتول)، ترکیب‌های الکلی (مثل گلیسین بتائین و آلانین بتائین)، سیکلیتول‌ها (مثل پینیتول، کیوبراجیتول و کوئرسیتول) و اسیدهای آلی در سلول‌های خود می‌نمایند (Vendruscolo et al., 2007). Molinari et al. (2004) به این نکته اشاره دارند که در بسیاری از گیاهان، پرولین به‌عنوان یک تنظیم‌کننده اسمزی با مولکول‌های کوچک در افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی و شوری نقش مهمی دارد (Geber & Tschaplinski, 2000). معتقدند که تجمع مواد آلی در سلول‌های گونه‌های تندرشد برای کاهش پتانسیل اسمزی و جذب آب بیشتر از خاک به مراتب بیشتر از گونه‌های کندرشد است، ضمن اینکه کلن‌های یک گونه نیز می‌توانند عکس‌العمل متفاوتی داشته باشند. در این رابطه آنها گزارش کرده‌اند که مقدار پتانسیل اسمزی کلن‌های تندرشد *Eucalyptus globulus* در صبحگاهان ۰/۶۲- مگاپاسکال و در کلن‌های کندرشد ۰/۲۲- مگاپاسکال اندازه‌گیری شده است.

اغلب این موضوع مطرح است که چه درصدی از آب برگ می‌تواند عملکرد را در سطح مطلوب حفظ نماید. آماس تابع

- 1- Cell Turgid
- 2- Predawn
- 3- Midday

میلی‌متر، میانگین سالانه رطوبت نسبی در صبحگاه ۵۷ درصد، میانگین سالانه رطوبت نسبی در عصر ۳۸/۵ درصد، میانگین دمای سالانه ۱۸ درجه سانتی‌گراد، کمینه مطلق دمای سالانه ۱۳/۵- درجه سانتی‌گراد، بیشینه مطلق دمای سالانه ۴۵/۵ درجه سانتی‌گراد و اقلیم منطقه براساس روش دومارتن اصلاح‌شده فراخشک سرد گزارش شده است.

- تیمارهای رطوبتی و طرح آماری

پس از کاشت نهال‌های تهیه‌شده از مؤسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور در لایسیمترها^۱ (به‌ازای هر لایسیمتر یک درخت) و طی شدن فرایند استقرار آنها، تیمارهای مورد نظر شامل ۱۰۰، ۷۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی در قالب طرح کاملاً تصادفی و در سه تکرار برای مدت یک‌سال اعمال گردید. در مواردی که یادداشت‌برداری‌ها در زمان و تاریخ‌های مختلف صورت گرفت، آنالیز آماری داده‌ها بر اساس آزمایش فاکتوریل با طرح پایه کاملاً تصادفی صورت گرفت. آنالیز داده‌ها و مقایسه میانگین به‌روش دانکن، در محیط نرم‌افزاری MSTATC و رسم نمودارها همراه با تعیین روابط بین صفت‌های مورد اندازه‌گیری در محیط نرم‌افزار EXCLE انجام شد. اندازه‌گیری رطوبت خاک به‌وسیله توزین لایسیمترها و همچنین با استفاده از مدل TDR TRAM انجام شد. رطوبت خاک در پنج عمق ۲۰، ۴۰، ۶۰، ۸۰ و ۱۰۰ سانتی‌متری اندازه‌گیری و میانگین آنها مبنای آبیاری قرار گرفت.

- پارامترهای مورد ارزیابی

الف) پتانسیل آب: برای اندازه‌گیری پتانسیل آب، از دستگاه بمب فشار قابل حمل استفاده شد. به این منظور در دو مقطع زمانی قبل از طلوع آفتاب و بعد از ظهر نسبت به برداشت انتهای شاخه‌های جانبی به‌طول ۱۰ سانتی‌متر اقدام گردید. جهت بررسی تاثیر متقابل عوامل محیطی با تغییرات رطوبت خاک بر پتانسیل آب، این موضوع به فاصله هر پانزده روز یک بار و برای یازده بار (از اواخر اردیبهشت تا اواسط مهرماه) تکرار گردید. جهت اطلاع از وضعیت پتانسیل آب در طول روز و تحت تاثیر تیمارهای رطوبتی

آب در دسترس است و به صورت‌های گوناگون روندهای فیزیولوژی را که در بافت برگ رخ می‌دهد، تعیین می‌نماید. اگر آماس سلولی کاهش یابد، تولید ماده خشک به مقدار زیادی کاهش خواهد یافت. با کاهش گنجایش نسبی آب برگ (RWC) از ۹۵ درصد به ۹۰ درصد، مقدار فتوسنتز گیاه ۵۰ درصد کاهش می‌یابد. Colom & Vazzana (2001) گزارش کرده‌اند که با کاهش مقدار نسبی آب برگ، پتانسیل آب برگ افزایش یافته و با افزایش پتانسیل آب برگ جذب CO₂ محدود می‌شود و مقدار فتوسنتز به شدت کاهش می‌یابد. مقدار کاهش RWC در واکنش به کاهش پتانسیل آب گیاه صورت می‌گیرد که این پدیده خود در گرو تغییر در پتانسیل اسمزی سلول‌ها و خاصیت الاستیسیته بافت‌ها است (Kalapos, 1994). با این شرایط بین مقدار نسبی آب در گیاه و پتانسیل آب رابطه نزدیکی وجود دارد. مقدار کاهش RWC برای تعدادی از گیاهان در شرایط بدون تنش آبی توسط برخی از محققین به شرح زیر گزارش شده است. ارقامی از زیتون ۸۰ درصد (Guerfel et al., 2008)، *Eucalyptus globulus* ۸۳ درصد (Garau et al., 2008) و *E. globulus* به‌ترتیب، ۹۱/۹ و ۸۹/۹ درصد (Gindaba et al., 2004) و گونه‌های مختلف اکالیپتوس بین ۸۰ تا ۹۰ درصد (Merchant et al., 2007).

هدف اصلی تدوین این تحقیق بررسی تاثیر تنش خشکی بر روابط آبی اکالیپتوس (*Eucalyptus camaldulensis*) بوده تا از این طریق به انتخاب صحیح گونه با توجه به شرایط موجود در منطقه جنگل‌کاری و ایجاد فضای سبز کمک شود.

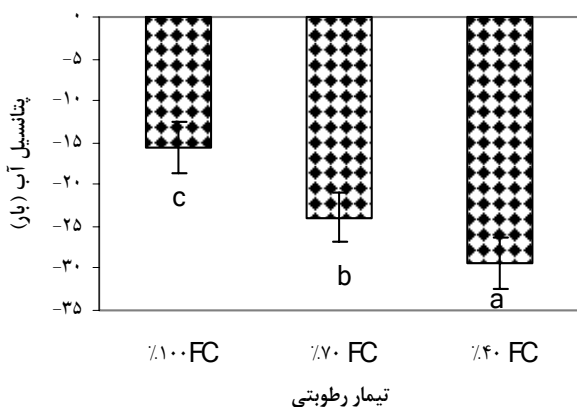
مواد و روش‌ها

پژوهش در ایستگاه تحقیقات بیابان‌زدایی شهید صدوقی یزد واقع در دشت یزد - اردکان با طول جغرافیایی ۱۱° ۵۴' و عرض جغرافیایی ۳۰° ۴' ۳۲" به اجرا درآمد. میانگین بارندگی سالانه ۷۰ میلی‌متر، بیشینه سرعت وزش باد ۱۲۰ کیلومتر در ساعت، میانگین سالانه ساعت‌های آفتابی ۳۰۵۲ ساعت، میانگین سالانه تعداد روزهای یخبندان ۷۳ روز، میانگین سالانه تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A ۳۲۰۷/۴

نتایج

پتانسیل آب: بررسی‌های به عمل آمده نشان داد که اعمال تیمارهای رطوبتی در سطح آماری ۱ درصد ($P < 0.001$) توانست بر مقدار پتانسیل آب تأثیر مستقیم داشته باشد (جدول ۱)، به عبارتی با افزایش مقدار رطوبت خاک پتانسیل آب کمتر افزایش یافت (شکل ۱). تأثیر زمان اندازه‌گیری پتانسیل آب نیز دارای اختلاف معنی‌داری ($P < 0.001$) بود، به گونه‌ای که با افزایش دمای محیط (از صبحگاهان تا بعد از ظهر) پتانسیل آب افزایش بیشتری داشت (جدول ۱). مقدار پتانسیل آب در صبحگاهان ۱۷/۴۱- و در بعد از ظهر ۲۸/۶۰- بار اندازه‌گیری شد. شکل ۲ وضعیت پتانسیل آب را در دو مقطع زمانی اندازه‌گیری در تیمارهای مختلف رطوبتی نشان می‌دهد. تاریخ‌های مختلف نیز تأثیر معنی‌داری ($P < 0.001$) بر مقدار پتانسیل آب داشت که به نظر می‌رسد این اختلاف ناشی از تغییرات موجود در مقدار رطوبت خاک در زمان اندازه‌گیری است (جدول ۱).

وضعیت پتانسیل آب در طول روز (قبل از طلوع آفتاب تا غروب آفتاب) نشان داد که بالاترین مقدار پتانسیل آب مربوط به ساعت چهارده و پایین‌ترین آن مربوط به ساعت شش بامداد (قبل از طلوع آفتاب) بود، هرچند بیشترین تغییرات مربوط به تیمار ۷۰ درصد ظرفیت زراعی بود. بیشترین مقدار اندازه‌گیری شده مربوط به تیمار ۱۰۰، ۷۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب معادل ۷/۶-، ۳۸/۳- و ۵۰/۶- بار بود.



شکل ۱- پتانسیل آب در تیمارهای مختلف رطوبتی

مختلف، اندازه‌گیری آن نیز به فاصله هر دو ساعت از یکدیگر انجام شد.

ب) گنجایش نسبی آب برگ (RWC): جهت اندازه‌گیری گنجایش نسبی آب برگ یا محتوی آب برگ، مقدار یک گرم از برگ گیاه را در دمای ثابت ۲۵ درجه سانتی‌گراد در داخل آب مقطر قرار داده تا برگ به اندازه نیاز آب جذب نماید. پس از ۴ ساعت که برگ‌ها به حالت آماس کامل درآمدند، از آب خارج نموده و با کاغذ صافی آنها را خشک و وزن آماس‌شده برگ اندازه‌گیری شد. با توزین برگ‌ها، آنها را در داخل کوره با دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت قرار داده و با خشک شدن مجدد، آنها را توزین نمودیم. با قرار دادن اعداد به دست آمده در فرمول زیر (Martinez et al., 2007; Singh et al., 2000)، گنجایش نسبی آب برگ برای دو زمان قبل از طلوع آفتاب و بعد از ظهر و به فاصله هر ۱۵ روز یک بار برای مدت پنج ماه (از اواخر اردیبهشت تا اواسط مهرماه) اندازه‌گیری و محاسبه شد.

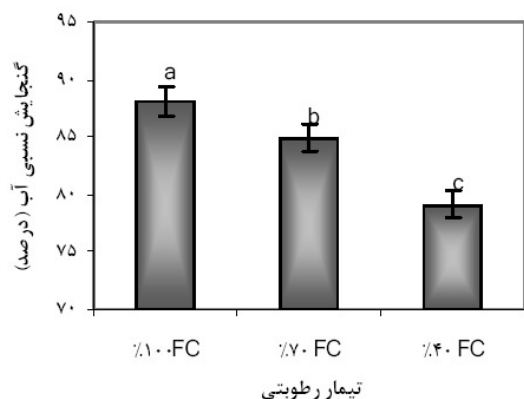
$$RWC = [(w_a - w_b) / (w_c - w_b)] \times 100$$

w_a : وزن برگ تازه، w_b : وزن برگ خشک‌شده و w_c : وزن برگ آماس‌شده

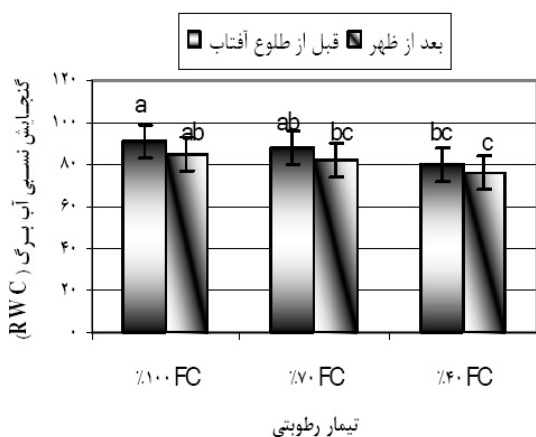
ج) مقدار کل قندهای محلول: به منظور بررسی تأثیر تنش خشکی بر تغییرات کل قندهای محلول برگ‌ها و ریشه‌ها و تعیین نقش مواد اسمولیتی در تنظیم پتانسیل اسمزی و اثرات آن بر پتانسیل آب، در یک مرحله، نمونه برگ و ریشه از درختان موجود در هر یک از تیمارها تهیه شد. نمونه‌ها را در شرایط طبیعی (دمای آزمایشگاه) خشک و سپس به آزمایشگاه منتقل شدند، سپس کل قندها به روش ارائه شده توسط Irigoyen et al. (1992) اندازه‌گیری گردید.

د) محتوی پرولین بر اساس وزن تر: با هدف معرفی نقش پرولین در افزایش سازگاری گیاه مورد نظر به تنش خشکی، نمونه‌هایی از برگ درختان موجود در تیمارهای مختلف که به طور تصادفی از بخش‌های مختلف گیاه تهیه شدند، بلافاصله به آزمایشگاه منتقل گردید. در آزمایشگاه محتوی پرولین بر اساس وزن تر از روش Bates et al. (1973)، اندازه‌گیری شد.

آب برگ را در صبحگاهان و بعد از ظهر در هر یک از تیمارهای رطوبتی نشان می‌دهد. با بررسی گنجایش نسبی آب برگ در روزهای مختلف نیز مشخص شد که به دلایل مختلف از جمله تغییر در مقدار رطوبت خاک و همچنین تغییرات شدید شرایط اقلیمی در طول دوره اندازه‌گیری تفاوت معنی‌داری ($P < 0.001$) وجود داشت.

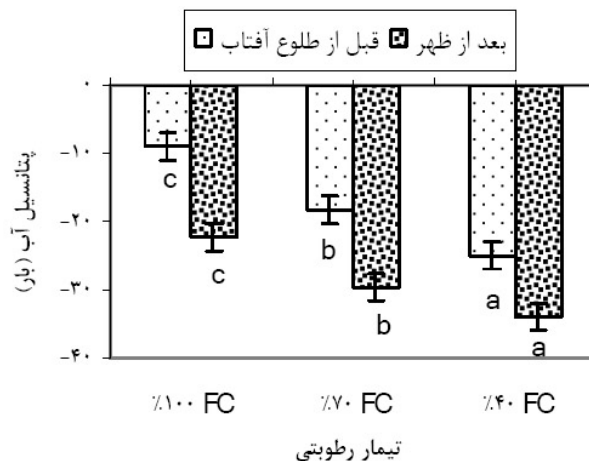


شکل ۴- تاثیر تیمارهای رطوبتی بر گنجایش نسبی آب برگ



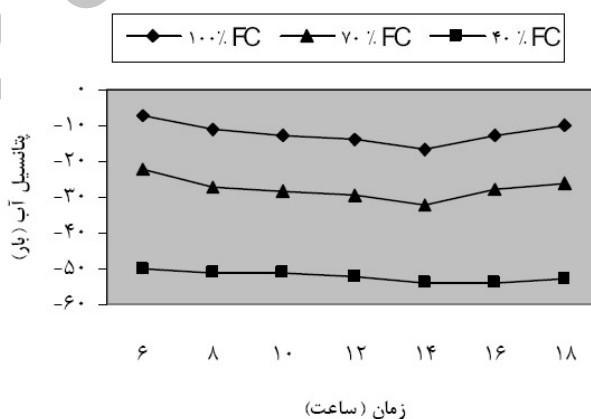
شکل ۵- گنجایش نسبی آب در دو مقطع زمانی اندازه‌گیری و در تیمارهای مختلف رطوبتی

مقدار کل قندهای محلول در برگ: با بررسی مقدار کل قندهای محلول در هر یک از تیمارهای رطوبتی در صبحگاهان و بعد از ظهر مشخص شد که هر دو عامل تیمار رطوبتی و زمان نمونه‌برداری تاثیر معنی‌داری ($P < 0.001$) داشته‌اند (جدول ۱). به عبارتی با افزایش مقدار رطوبت خاک کاهش زیادی در مقدار قندهای محلول در برگ‌های درختان تحت تیمار مشاهده گردید (شکل ۶). به نظر می‌رسد افزایش مقدار قندها با افزایش دمای محیط برای حفظ تورژسانس سلول‌ها یا افزایش تطابق اسمزی رابطه مستقیم داشته است. مقدار کل قندهای محلول در صبحگاهان، ۲۰۷۸/۳ ppm و در



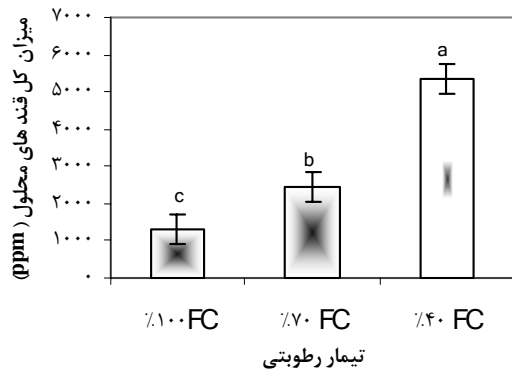
شکل ۲- پتانسیل آب در دو مقطع زمانی اندازه‌گیری و در تیمارهای مختلف رطوبتی

در تیمار ظرفیت زراعی به دلیل وجود آب کافی در خاک و در تیمار ۴۰ درصد ظرفیت زراعی به دلیل محدودیت شدید آب در خاک تغییرات پتانسیل آب اندک بود، هر چند بین مقادیر آنها در طول روز اختلاف بسیار زیادی مشاهده گردید (شکل ۳).

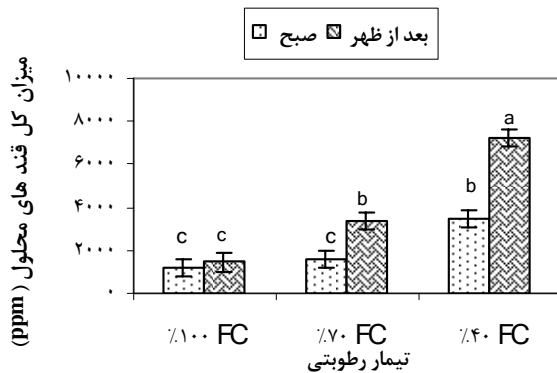


شکل ۳- تغییرات پتانسیل آب در طول روز و در هر یک از تیمارهای رطوبتی

گنجایش نسبی آب (RWC): گنجایش نسبی آب در تیمارهای رطوبتی دارای اختلاف معنی‌داری ($P < 0.001$) بود (جدول ۱). با مقایسه میانگین تیمارهای رطوبتی مشخص شد که بین هر یک اختلاف معنی‌داری وجود دارد (شکل ۴). تاثیر زمان اندازه‌گیری گنجایش نسبی آب برگ نیز معنی‌دار ($P < 0.001$) بود (جدول ۱). مقدار نسبی آب برگ در صبحگاهان ۸۶/۳۰ درصد و در بعد از ظهر ۸۱/۱۴ درصد اندازه‌گیری شد. شکل ۵ وضعیت گنجایش نسبی



شکل ۶- میزان کل قندهای محلول در تیمارهای رطوبتی



شکل ۷- میزان کل قندهای محلول برگ در زمان اندازه‌گیری و تیمارهای مختلف رطوبتی

بعد از ظهر ۴۰۲۳/۸ ppm اندازه‌گیری شده است. این موضوع در افزایش مقدار قندهای محلول در برگ‌های تحت تأثیر تیمارهای رطوبتی از صبح تا بعد از ظهر که میزان تعرق شدت می‌یابد نیز مشاهده گردید (شکل ۷).

مقدار کل قندهای محلول در ریشه: با اندازه‌گیری مقدار کل قندهای محلول در ریشه گیاهان مربوط به هر یک از تیمارهای رطوبتی مشخص شد که تنش خشکی تأثیری بر افزایش مقدار قندهای موجود در ریشه نداشته است ($P > 0.05$). این موضوع از طریق تجزیه واریانس داده‌ها به خوبی روشن گردید، اگرچه با مراجعه به میانگین داده‌های مربوط به هر یک از تیمارهای رطوبتی مشخص شد که اختلاف اندکی بین مقدار قند موجود در ریشه هر یک از تیمارها وجود دارد. مقدار قند ریشه در تیمار ۱۰۰، ۷۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب عبارتند از ۱۰۸۴/۳، ۱۱۵۹ ppm و ۱۷۲۷/۷.

جدول ۱- آنالیز واریانس پتانسیل آب، گنجایش نسبی آب (RWC) و مقدار قند محلول برگ در تیمارهای مختلف

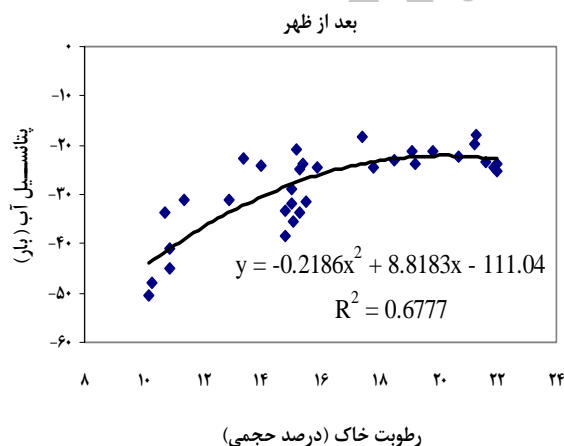
منابع تغییرات	درجه آزادی (df)	پتانسیل آب	گنجایش نسبی آب (RWC)	مقدار کل قندهای محلول در برگ
تیمار رطوبتی	۲	۱۹۸/۵۵**	۱۰۲/۲۴**	۶۹/۸۶**
زمان	۱	۳۸۷/۴۳**	۷۷/۵۵**	۴۵/۶۹**
تاریخ	۱۰	۳۹/۹۸**	۱۵/۵۲**	-
تیمار رطوبتی × زمان	۲	۵/۰۵**	۱/۹۸ ^{ns}	-
تیمار رطوبتی × تاریخ	۲۰	۲۱/۹۰**	۱۳/۵۷**	-
زمان × تاریخ	۱۰	۲/۷۱**	۰/۷۷ ^{ns}	۱۲/۹۶**
تیمار رطوبتی × زمان × تاریخ	۲۰	۱/۳۴ ^{ns}	۱/۰۳ ^{ns}	-

** معنی‌داری در سطح آماری ۱ درصد، * معنی‌داری در سطح آماری ۵ درصد و ns عدم وجود اختلاف معنی‌دار

۷۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب ۳/۳، ۲/۹ و ۱/۹ ppm اندازه‌گیری شد. رابطه گنجایش نسبی آب با پتانسیل آب: بررسی‌های به عمل آمده نشان داد که بین گنجایش نسبی آب برگ و پتانسیل آب رابطه مثبت وجود دارد (شکل ۸).

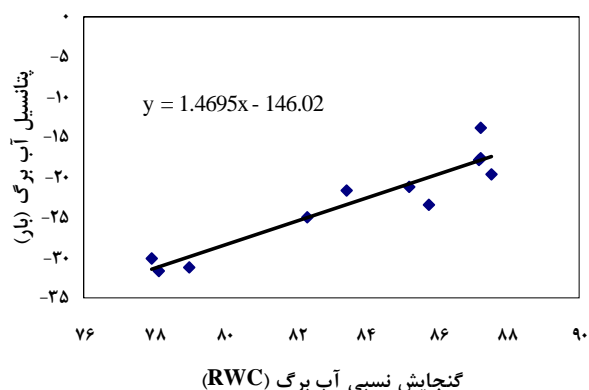
محتوای پرولین بر اساس وزن تر: اندازه‌گیری پرولین موجود در برگ‌های درختان هر یک از تیمارهای رطوبتی نشان داد که اختلاف معنی‌داری بین مقدار پرولین آنها وجود ندارد. با بررسی میانگین مقدار پرولین در هر یک از تیمارهای رطوبتی مشخص شد که هر چند اختلاف معنی‌داری بین آنها وجود ندارد، با این حال مقدار آن در تیمار ظرفیت زراعی بیشتر از دیگر تیمارها بود. مقدار آن در تیمار ۱۰۰،

تیمار ۷۰ درصد ظرفیت زراعی، ۳/۳۸- بار مربوط به بعد از ظهر و پایین ترین آن ۵/۹- بار در صبحگاهان اندازه گیری شد. با بررسی رابطه مقدار رطوبت خاک با تغییرات پتانسیل آب مشخص شد که افزایش رطوبت خاک تا حد ظرفیت زراعی موجب کاهش پتانسیل آب تا حدود ۲۲- بار در بعد از ظهر گردید. در حالی که کاهش رطوبت خاک تا نقطه پژمردگی برای گیاه موجب افزایش پتانسیل آب تا ۵۰/۶- بار گردید. این موضوع بیانگر آن است که هرچند ممکن است رطوبت کافی در خاک وجود داشته باشد، با این وجود به دلیل باز بودن روزنه ها در روز و فعالیت بسیار زیاد گیاه در جذب CO_2 ، برای جبران آب از دست رفته ناگزیر به منفی تر کردن پتانسیل آب بوده تا بتواند آب بیشتری را از خاک دریافت نماید. با بررسی رابطه پتانسیل آب با رطوبت خاک در صبحگاهان مشخص گردید که به دلیل بسته بودن روزنه ها در شب، پتانسیل آبی برگ کمتر منفی بوده است، هرچند به دلیل اعمال تنش خشکی و محدودیت رطوبت در خاک، به ویژه در تیمار ۴۰ درصد ظرفیت زراعی، بازگشت پتانسیل آب در روز به حالت طبیعی خود در شب به کندی صورت می گیرد. شکل ۹ رابطه پتانسیل آب با رطوبت خاک در صبحگاهان و بعد از ظهر را نشان می دهد.



شکل ۹- رابطه پتانسیل آب با رطوبت خاک در صبحگاهان و بعد از ظهر

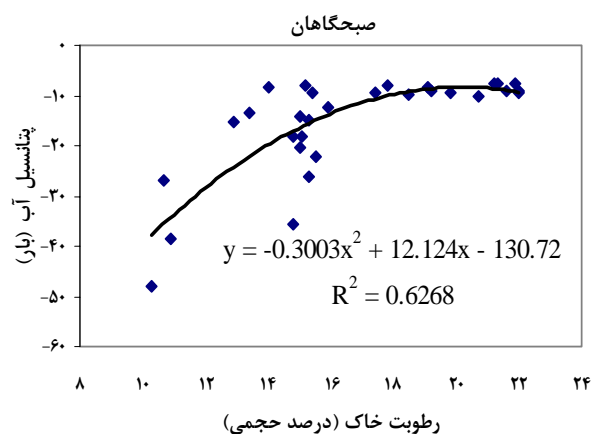
نموده است. میانگین بیشترین مقدار گنجایش نسبی آب برگ مربوط به تیمار ظرفیت زراعی و در صبحگاهان با مقدار ۹۴/۲ درصد بود که در این شرایط میانگین پتانسیل آب برگ ۳/۹- بار اندازه گیری شد. میانگین کمترین مقدار



شکل ۸- رابطه گنجایش نسبی آب برگ با پتانسیل آب

بحث

بررسی های انجام شده نشان داد که بخشی از توانایی این گیاه در مواجهه با تنش خشکی مربوط به تغییرات فیزیولوژیکی است. هنگامی که گیاه با تنش خشکی مواجه شد، توانست با افزایش پتانسیل آب در برگ های خود بخشی از نیاز آبی خود را از خاک تامین کند. پایین ترین مقدار پتانسیل آبی اندازه گیری شده ۷/۶- بار بود که در صبحگاهان و در تیمار ظرفیت زراعی مشاهده شد، در حالی که بالاترین آن (۵۰/۶- بار) مربوط به تیمار ۴۰ درصد ظرفیت زراعی و در بعد از ظهر یکی از روزهای تابستان اندازه گیری شد. بالاترین پتانسیل آبی اندازه گیری شده در



با بررسی همبستگی بین گنجایش نسبی آب برگ و پتانسیل آب ($r = 0.1897$) مشخص شد که در اثر کاهش نسبی آب برگ، گیاه برای ادامه حیات خود، نسبت به افزایش پتانسیل آب اقدام و از این طریق آب بیشتری را از خاک دریافت

حفظ تورژانس سلول‌های خود، اتلاف آب را در زمان تنش خشکی به تاخیر اندازد. هرچند Callister *et al.* (2008) اشاره دارند که در گونه *E. camaldulensis*، اهمیت تطابق ارتجاعی دیواره سلولی در زمان مواجهه با تنش خشکی بیشتر از تطابق اسمزی است. (Merchant *et al.* (2007) گزارش کرده‌اند که تطابق اسمزی در گونه‌های اکالیپتوس نواحی مرطوب از طریق افزایش غلظت قندها و به‌ویژه ساکارز و کاهش گنجایش نسبی آب در سلول صورت می‌گیرد، در حالی که این پدیده در گونه‌های مخصوص نواحی خشک از طریق افزایش غلظت کوئرسیتول در سلول و کاهش گنجایش نسبی آب انجام می‌شود. (Gao *et al.* (2004) تجمع پتاسیم را در مراحل اولیه تنش و قندها را در مراحل پایانی تنش در سلول‌های *E. camaldulensis* عامل اصلی کاهش پتانسیل اسمزی دانسته‌اند. (Merchant *et al.* (2007) گزارش کرده‌اند که تطابق اسمزی عمومی‌ترین راه مقابله با تنش خشکی در شش گونه از اکالیپتوس از جمله *E. camaldulensis* است. به نظر می‌رسد قندهای قابل حل در گیاه از مهم‌ترین عوامل تعدیل اسمزی باشند. اندازه‌گیری‌های به‌عمل‌آمده نشان داد که مقدار قندهای محلول می‌تواند در گیاه از $120 \times 1/3$ ppm در تیمار ظرفیت زراعی تا $7270 \times 1/2$ ppm در تیمار ۴۰ درصد ظرفیت زراعی تغییر نماید. در این شرایط تغییرات مقدار قند در هر یک از تیمارها دارای اختلاف معنی‌داری بوده و تأثیر تنش خشکی را بر افزایش آن به خوبی نشان می‌دهد. تفاوت در مقدار قندهای محلول در صبحگاهان و بعد از ظهر در تیمارهای تحت تنش خشکی نیز دلالت بر نقش موثر آنها در تطابق اسمزی سلول‌ها برای جلوگیری از اتلاف آب داشته که با گزارش (Merchant *et al.* (2007) مطابقت دارد. علی‌رغم گزارش محققین مختلف از جمله Vendruscolo *et al.* (2007) و (Molinari *et al.* (2004) مبنی بر اینکه تنش خشکی در گیاه موجب افزایش غلظت پرولین در برگ‌ها شده و این خود عاملی جهت افزایش سازگاری از طریق کمک به تنظیم فشار اسمزی سلول‌ها است، با این وجود نتایج تحقیق حاضر نشان داد که تنش خشکی در گونه *E. camaldulensis* هیچ تأثیری بر افزایش غلظت پرولین نداشت. (Woodward & Bennet (2005) با انجام تحقیقی، افزایش مقدار پرولین را در کلن‌های مقاوم به شوری گونه *E.*

گنجایش نسبی آب برگ مربوط به تیمار ۴۰ درصد ظرفیت زراعی و در بعد از ظهر با مقدار $58/5$ درصد اندازه‌گیری شد که در همین زمان میانگین مقدار پتانسیل آب -48 بار بود. (Merchant *et al.* (2007) افزایش پتانسیل آب را برای بیشتر گونه‌های اکالیپتوس در مناطق کم‌باران کمتر از $3/5$ - مگاپاسکال یا 35 - بار ذکر کرده‌اند. آنها همچنین گزارش کرده‌اند که غالب گونه‌های اکالیپتوس از جمله *E. camaldulensis* برای حفظ تورژانس سلولی و مقابله با کمبودهای کوتاه‌مدت آب، گنجایش نسبی آب خود را در سطح بالایی حفظ می‌نمایند. مقدار آن را برای گونه‌های مختلف و در شرایط رطوبت کافی خاک بین 80 تا 90 درصد ذکر کرده‌اند. (Gindaba *et al.* (2004) گزارش کرده‌اند که پس از شش روز از اعمال تنش خشکی بر روی نهال‌های *E. camaldulensis* در شرایط گلخانه مقدار گنجایش نسبی آب در بعد از ظهر از $89/9$ درصد به $30/6$ درصد کاهش یافت. با اندازه‌گیری به‌عمل‌آمده در شرایط مزرعه حداقل مقدار گنجایش نسبی آب برگ که گونه *E. camaldulensis* می‌تواند برای بقای خود حفظ نماید، $46/8$ درصد است که در این شرایط برگ با پتانسیلی در حدود -55 بار آب را در خود نگه‌داری می‌کند. از نکات مهم و برجسته در حفظ تورژانس سلولی و مقابله با تنش خشکی، افزایش پتانسیل آب از طریق افزایش پتانسیل اسمزی سلول یا به عبارتی تطابق اسمزی است. این موضوع مورد توجه محققین زیادی قرار گرفته است. (Merchant *et al.* (2007) با تحقیق بر روی شش گونه از اکالیپتوس، عکس‌العمل متفاوتی را میان آنها مشاهده کردند. آنها گزارش کردند که برخی از گونه‌های مناطق پر باران (*E. rubida* و *E. obliqua*) و فراتوفیت‌ها (*E. camaldulensis*) در مواجهه با تنش خشکی، مقدار مواد اسمزی سلول را افزایش می‌دهند (تطابق اسمزی) و برخی دیگر که از مناطق کم‌باران (*E. cladocalyx* و *E. polyanthemos*)، با افزایش پتانسیل اسمزی خود به‌صورت ترکیبی از طریق تطابق اسمزی و کاهش آب بافت، با آن مقابله می‌کنند. (Lemcoff *et al.* (2002) تطابق اسمزی و افزایش خاصیت ارتجاعی دیواره سلولی در *E. camaldulensis* را راهکار مقابله با تنش خشکی دانسته‌اند. آنها تأکید دارند که این گونه از اکالیپتوس می‌تواند از این طریق با توقف رشد و

weeds, *Forest Ecology and Management*, 255: 2811-2819.

Geber, G.M. & T.J. Tschaplinski, 2000. Role of osmotic adjustment in plant productivity. A summary Report and Review of Current Literature, Environmental Sciences Division Publication, No, 4961.

Gindaba, J., A. Rozanov & L. Negash, 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.

Guerfel, M., O. Baccouri, D. Boujnan, W. Chaibi & M. Zarrouk, 2008. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea*) cultivars, *Scientia Horticulturae*, 3056: 1-7.

Hasegawa, P.M., R.A. Bressan, J.K. Zhu & H.J. Bohnert, 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review Of Plant Physiology and Molecular Biology*, 51: 463-499.

Irigoyen, J.J., D.W. Einerich & M. Sanchez, 1992. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants, *Physiologia lantarum*. 84: 58-60.

Kalapos, T., 1994. Leaf water potential, leaf water deficit relationship for ten species of a semiarid grass land community, *Plant and Soil*, 160: 105-112.

Lei, Y., C. Yin, & C. Li, 2007. Adaptive responses of *Populus przewaskii* to drought stress and SNP application, *Acta Physiol Plant*, 29: 519-529.

Lemcoff, J., A. Guarna Schelli, A. Garau & P. Prystupa, 2002. Elastic and osmotic adjustment in rooted cutting of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. From south-eastern Australia after adrought, *Flora*, 197 (2): 134-142.

Ma, C.C., Y.B. Gao, H.Y. Guo, J.L. Wang, J.B. Wu & J.S. Xu, 2008. Physiological adaptation of four dominant aragana species in the desert region of the Inner Mongolia Plateau, *Journal of Arid Environments*, 72: 247-254.

Maricle, B.R., D.R. Cobos & C.S. Campbell, 2007. Biophysical and morphological leaf adaptations to drought and salinity in salt marsh grasses, *Environmental and Experimental Botany*, 60: 458-467.

Martinez, J.P., S. Lutts, A. Schanck, M. Bajji & J.M. Kinet, 2004. Is osmotic adjustment required for watwr stress resistance in the mediterranean shrub. *Atriplex halimus*L., *Journal of Plant Physiology*, 161: 1041-1051.

camaldulensis گزارش کردند. در حالی که در کلن‌های حساس هیچ‌گونه افزایشی را در درختان تحت تنش مشاهده نکردند.

با توضیحات بالا به نظر می‌رسد این گونه از اکالیپتوس را نباید جزء گونه‌های سازگار با مناطق خشک دانست، هرچند ممکن است در مواجهه با تنش خشکی با افزایش مقدار قندهای محلول از تطابق اسمزی بالایی برخوردار باشد و دوره‌های کوتاه‌مدت خشکی را تحمل نماید. مکانیسم‌های مورفولوژیکی از قبیل توسعه ریشه و تغییر نسبت ریشه به اندام هوایی، تغییرات ساختار برگ و ... نیز ممکن است باعث بهبود مقاومت نسبی گیاه به تنش خشکی شوند.

منابع

راد، محمدهادی، سیدرضا میرحسینی و محمدعلی مشکوه، ۱۳۸۷. تاثیر رطوبت خاک بر برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی (پتانسیل آب، پتانسیل اسمزی برگ و پتانسیل اسمزی ریشه) گیاه تاغ، دو فصلنامه تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی، ۳۱: ۹۳-۷۵.

Arndt, S.K., S.C. Clifford, W. Wanek, H.G. Jones & M. Popp, 2001. Physiological and morphological adaptation of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress, *Tree Physiology*. 21: 705-715.

Bates, I.S., R.P. Waldern & I.D. Teare, 1973. Rapid determination of free prolin for water stress studies, *Plant and Soil*. 39: 205-207.

Callister, A.N., S.K. Arndt, P.K. Ades, A. Merchant, D. Rowell & M.A. Adam, 2008. Leaf osmotic potential of Eucalyptus hybrids responds differently to freezing and drought, with little clonal variation, *Tree Physiology*, 28: 1297-1304.

Colom, M.R. & C. Vazzana, 2001. Drought stress effects on three cultivars of *Eragrostis curvula* photosynthesis and water relations, *Plant Growth Regulation*, 34: 195-202.

Gao, J., K. Cao & H. Wang, 2004. Water relation and stomatal conductance in nin species during a dry period grown in a hot and dry valley, *Acta Phytoecologica sinica*, 28(2): 186-190.

Garau, A.m., J.H. Lemcoff, C.M. Ghera, & C.L. Beadle, 2008. Waterstress tolerance in *Eucalyptus globules labill.* Sub. Sp. *Maidenii* (F. Muell) saplings induced by water restrictions imposed by

Masinde, P.W., H. Stutzel, S. Agong & A. Goand-Fricke, 2006. Plant growth, water relations and transpiration of two species of African nightshade (*Solanum villosum* Mill. ssp. *Miniatum* (Bernh. ex Willd.) Edmonds and *S. sarrachoides* Sendtn.) under water-limited conditions, *Scientia Horticulturae*, 110: 7-15.

Merchant, A., M. Callister, S. Arndt, M. Tausz & M. Adams, 2007. Contrasting physiological responses of six *Eucalyptus* species to water deficit, *Annals of Botany*, 100 (7): 1507-1515.

Mitlohner, R., 1997. Which *Eucalyptus* species could grow on different sites in the Paraguayan Chaco considering water stress. Conferencia IUFRO sobre Silvicultura e Melhoramento de Eucaliptus, 433-439.

Molinari, H.B.C., C.J. Marur, F.J.C. Bespalhok, A.K. Kobuyashi, M. Pilleggi & R.P. Junior, 2004. Osmotic adjustment in transgenic citrus rootstock Carrizo citrange (*Citrus sinensis* Osb x *Poncirus trifoliata* L. Raf) overproducing praline, *Plant Science*, 167:1375-1381.

Sanchez-Blanco, M.J., S. Alvarez, A. Navarro & S. Banon, 2008. Changes in leaf water relations, gas exchange, growth and flowering quality in potted geranium plants irrigated with different water regimes, *Journal of Plant Physiology*, 160: 1016-1025.

Singh, S.P., A. Tewari, S.K. Singh & G.C. Pathak, 2000. Significance of phonologically *Asynhronus* population of the center himalayan oaks in drought adaptation, *Current science*, 79(3): 353-357.

Tschaplinski, T.J., G.M. Gebre & T.L. Shirshac, 2008. Osmotic potential of several hardwood species as affected by manipulation of through fall precipitation in an upland oak forest during a dry year. *Tree Physiol*, 18: 291-298.

Vendruscolo, E.C.G., I. Schuster, M. Pileggi, C.A. Scapim, H.B.C. Moliner, C.J. Marur & L.G.E. Vieira, 2007. Stress-induced synthesis of praline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat, *Journal of Plant Physiology*, 164: 1367-1376.

Woodward, A.J. & I.J. Bennett, 2005. The effects of salt stress and abscisic acid on prolin production, chlorophyll content and growth of in vitro propagated shoots of *Eucalyptus camaldulensis*, *plant cell, Tissue and Organ Culture*, 82(2): 189-200.

Zhang, X., N. Wu & C. Li, 2005. Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents, *Journal of Arid Environments*, 60: 567-579.

Water relationship of eucalyptus (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.) under soil drought stress

M.H. Rad^{*1}, M.H. Assareh², M. Soltani³ and A. Shariat⁴

¹Member of Scientific Board, Agricultural and Natural Resource Research Center of Yazd Province, I. R. Iran

²Prof., Biotechnology Research Section, Research Institute of Forests and Rangelands, I. R. Iran

³Scientific Expert of Agricultural and Natural Resource Research Center of Yazd Province, I. R. Iran

⁴Scientific Expert of Research Institute of Forests and Rangelands, I. R. Iran

(Received: 22 July 2011, Accepted: 22 November 2011)

Abstract

Eucalyptus (*E.camaldulensis* Dehnh) is one of the major plant species in Iran covering vast areas of plantations. This is a fast-growing species with high tolerance to harsh environmental conditions. Nevertheless the water deficiency in soil can be effective on the quality and quantity of plant growth. To study the effect of soil drought stress on water relationship in Eucalyptus (*E.camaldulensis* Dehnh), an experiment was carried out using weight and drainage Lysimeters in natural condition. The trials were implemented in Shahid Sadoghi control desert research station in Yazd for three years. The experiment was done with three treatments, 100% (control), 70% (medium stress) and 40% (high stress) field capacity (FC) in three replicates as complete randomize design. The results showed that the plant physiological behaviors including water potential, relative water content (RWC) and soluble sugar in leaves were affected by water availability for plant. Increasing the amount of soil moisture was not significantly effective on soluble sugar levels in roots and leaves proline levels (P-value > 0.05). By increasing the amount of soil moisture, the relative water content (P-value < 0.001) increased. Increasing the amount of soil moisture reduced the water potential (P-value < 0.001) and the amount of soluble sugars in leaves (P-value < 0.001). These results showed that the osmotic adjustment through increases of soluble sugars in leaves, decreased the leaf water potential and increased drought resistance in this plant, although this ability is low. With these conditions, this plant could not be considered as drought-resistant plant.

Key words: Eucalyptus (*E.camaldulensis*Dehnh), Drought stress, Water potential, Relative water content (RWC), Soluble sugars, Proline.