

اثر جابجایی برگ بر تبادلات گازی و کارایی لحظه‌ای مصرف آب در گیاهان پروانه آسا

محمود رائینی سرجاز^۱ و ویدا چالوی^۲

چکیده

گرمتر شدن کره زمین، کم آبی و بیابانی شدن اکوسیستم های مرتعی را پیامد خواهد داشت. در این راستا اطلاع از افزایش توانایی گیاهان در رویارویی با شرایط تنش زا به عنوان راهکاری جهت انتخاب گیاهان برای بیابان زدایی است. شناخت پدیده های سازگاری بوم شناختی چون جابجایی خورشید گرایی از آنجمله است. گیاهان خانواده پروانه آسا با دارا بودن ویژگی خورشیدگرایی می توانند شدت تنش خشکی را کاهش داده و طی فرایند جابه‌جایی برگ، مقدار تابش برخوردی را تغییر و رابطه آبی برگ را تنظیم نمایند. با این نگرش اثر جابه‌جایی برگ در شرایط تنش گرمایی بر تغییرات کارایی لحظه‌ای مصرف آب، رسانایی روزنه‌ای و دمای برگ در گیاه (*Phaseolus vulgaris* L. var. *Provider* به عنوان شاخصی از تیره پروانه آسا مورد مطالعه قرار گرفت. این آزمایش با کاشت گیاه مورد نظر در گلدانی با خاک شنی لومی در شرایط خوش‌آبی، هنگامی که دومین برگ سه‌برگچه‌ای کاملاً گسترش یافته بود صورت پذیرفت. وضعیت آبی پولوینوس و خمیدگی آن، با کاربرد یک منبع نقطه‌ای پرتو β از تالیوم ^{204}Tl سنجیده شد. از سامانه فتوسنتزی (LI-COR) که مجهز به اطاقک دوگانه برگ و ردیاب کوانتومی چگالی شار فوتون فوتوسنتزی (PAR) بود برای اندازه‌گیری تبادلات گازی استفاده شد. از دماسنج دوفلزی مس - کانستانتن برای سنجش پیوسته دمای پولوینوس استفاده گردید. اندازه‌گیری‌ها در گلخانه‌ای با دمای روزانه‌ای در بازه ۳۳ تا ۴۲ درجه سانتی‌گراد انجام گردید. تغییرات خمیدگی پولوینوس از ریتم شبانه روزی شبخوابی پیروی کرد. میان زاویه برگ-تابش برخوردی و رسانایی روزنه ($R^2 = 0/54$; $p < 0/01$)، و بهره لحظه‌ای فتوسنتز ($R^2 = 0/84$; $p < 0/01$) همبستگی درجه دوم معنی‌داری دیده شد. کارایی لحظه‌ای مصرف آب (WUE_i) با کاهش این زاویه و افزایش دمای برگ کاهش یافت. دمای برگ همواره پائین‌تر از دمای هوا، و تابعی از آن ($r = 0/92$; $p < 0/01$) بود. نتیجه‌گیری می‌شود که تنش گرمایی سبب خورشیدگریزی برگ، کاهش دمای برگ و تنظیم تلفات آبی برگ می‌شود.

واژه های کلیدی: سازگاری بوم شناختی، جابجایی برگ، خورشیدگرایی، رسانایی روزنه، کارایی مصرف آب، پرتو بتا، پروانه آسا

۱- استادیار گروه مهندسی آب، دانشکده مهندسی زراعی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

۲- استادیار گروه باغبانی، دانشکده علوم زراعی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

مقدمه

در شرایطی بحرانی جهان باگسترش بیابان ها آگاهی از افزایش توانایی گیاهان در رویارویی با شرایط تنش‌زا به عنوان ابزار مدیریت ضروری است. در این زمینه جابجایی خورشیدگریزی برگ، به عنوان یک سازوکار ریخت‌شناختی پیشنهاد شده است (فورست و اهلرینگر ۱۹۸۳).

توانایی خورشیدگرایی بسیاری از گیاهان خانواده پروانه آسا (زرعی، مرتعی و جنگلی) یکی از جنبه‌های اصلی حاصلخیزی آن‌ها می‌باشد (اهلرینگر و فورست، ۱۹۸۰). جابجایی برگ امکان نفوذ نور بیشتری را به درون سایبان گیاهی فراهم می‌کند (بلد و بیکر، ۱۹۷۲) و همراه با آن جابجایی روزنه ممکن است باردهی گیاه را در بازه پهن‌تری از عوامل هواشناختی فراهم کند (مییر و والکر، ۱۹۸۱). هم روزنه، اندامی بسیار حساس به عوامل فیزیولوژیکی و محیطی (جونز، ۱۹۹۲) و هم جابجایی برگ، روابط آبی گیاه را بهبود می‌بخشد. کارکرد روزنه تنظیم گیرش CO_2 برای فتوسنتز و تلفات آب از راه تعرق است (گارتن، ۱۹۹۰). در حالی که جابجایی برگ سبب تغییر شدت نور مستقیم برخوردی و تنظیم تراز انرژی برگ می‌شود (گیتز، ۱۹۸۰؛ فورست، ۱۹۹۰)، بنابراین، تغییر این دو سبب تنظیم شار گرمای نهان و دمای برگ می‌گردند. افزون بر این، جابجایی برگ و روزنه، ابزارهایی برای افزایش توانایی گیاهان در رویارویی با شرایط تنش‌زا می‌باشند.

خورشیدگرایی^۱، آرایش برگ به سوی خورشید (خورشیدخواهی)^۲ یا فرار از پرتو خورشیدی (خورشیدگریزی)^۳ وابسته به شرایط محیطی و زمان روز می‌باشد (برگ و هوچلین، ۱۹۹۰؛ فو و اهلرینگر، ۱۹۹۱ و ۱۹۹۲). جابجایی خورشیدگریزی گیرش نور توسط برگ را به کمترین می‌رساند (یو و برگ، ۱۹۹۴) و از گرمایش بی‌اندازه برگ جلوگیری می‌کند (اهلرینگر و فورست، ۱۹۸۰)، پس در مقایسه با برگ‌های افقی، سبب کاهش دما و تعرق برگ می‌شود (شاکل و هال، ۱۹۷۹). بنابراین، جابه‌جایی‌های برگ بر تراز انرژی برگ، دمای برگ، تلفات تعرقی آب، گیرش کربن از راه فتوسنتز، کارایی مصرف آب، بازدارندگی نوری^۴ اثر می‌گذارد (کالر و همکاران، ۱۹۸۵؛ فو و اهلرینگر، ۱۹۹۱؛ فورست، ۱۹۹۰؛ بیلنبرگ و همکاران، ۲۰۰۳؛ سانتوز و همکاران، ۲۰۰۶). آرایش برگ در گیاهان تیره پروانه‌آسا توسط اندامی به نام پولونوس^۵، که در ته برگ جای دارد، تنظیم می‌شود (گارتون، ۱۹۹۰). جابجایی پولونوس کارکردی از عوامل محیطی است و با میانجی فشار پلیدی^۶ این جابجایی رخ می‌دهد که کاملاً برگشت پذیر است (گارتون، ۱۹۹۰).

جابجایی برگ درگیر تراز انرژی برگ، پس، ترازبندی بهره‌های فتوسنتز و تعرق سایبان-های گیاهی می‌باشد. جابجایی خورشیدگریزی برگ، به عنوان یک سازوکار ریخت‌شناختی، به

1- Heliotropic
2- Diaheliotropic
3- Paraheliotropic
4- Photoinhibition
5- Pulvinus
6- Turgor pressure

متر، که با خاک شنی لومی پر شده بودند، در تیرماه کشت گردید. گلدان‌ها در گلخانه‌ای که امکانات خنک کننده نداشت، ولی مجهز به سامانه تهویه هوا بود نگهداری شدند. گلدان‌ها روی نیمکت‌های کشت و در شرایط خوش آبی نگهداری شدند، و هر هفته با فرمول کودی ۲۰-۲۰-۲۰، ازت-فسفر-پتاس، به اندازه نیاز گیاه کوددهی شدند.

هنگامی که دومین برگ سه‌برگچه‌ای کاملاً گسترش یافت، یک گیاه برای اندازه‌گیری وضعیت آبی پولونوس و خمیدگی آن، با کاربرد یک منبع پرتو بتا، به کار رفت (رائینی و همکاران، ۱۹۹۷). منبع بتا، منبع نقطه‌ای تالیوم ^{204}Tl با ۷۵ کیلو بیکرال (kBq) پرتوزایی بود، که با استفاده از یک نوار چسب به زیر پولونوس برگچه میانی وصل شد، و با بهره‌گیری از نوار چسب دیگری، برگ به صورت افقی نگه داشته شد تا در طی روز جابجا نشود. تالیوم-۲۰۴ یک عنصر گسیلنده بتا (β) خالص، با انرژی بیشینه 0.763 MeV می‌باشد. یک تیوپ استوانه‌ای ته دریچه‌ای گایگر-مولر (Geiger-Mueller) بر بالای پولونوس نصب گردید. درآشامش پرتوهای بتا را می‌توان چنین بیان کرد:

$$(1) \frac{I}{I_0} = T = e^{-\mu D} \approx 1 - (\mu D) + \frac{(\mu D)^2}{2}; 0 \leq T \leq 1$$

که در آن μ = ضریب درآشامی توده $(\text{m}^2 \text{ kg}^{-1})$ ، D = ضخامت توده (kg m^{-2}) که حاصل ضرب ضخامت خطی پولونوس و چگالی آن است، I = شدت پرتو بتا به درون

عنوان یک عامل در افزایش کارایی مصرف آب پیشنهاد شده است (فورست و اهلرینگر ۱۹۸۳). در آفتابگیری‌های^۱ فراتر از اشباع نوری، کارایی لحظه‌ای مصرف آب (WUE_i)، نسبت بهره فتوسنتز لحظه‌ای (P_i) به بهره تعرق (T_i)، برای برگ‌های افقی کاسته خواهد شد، در حالی که برای برگ‌گی که حرکت خورشیدگریزی دارد، به خاطر کاهش نور برخوردی به کمتر از اشباع نوری، این نسبت بایستی افزایش یابد (گامون و پیرسی، ۱۹۸۹؛ اهلرینگر و فورست، ۱۹۸۹). جابجایی برگ در مقایسه با یک برگ افقی ممکن است کارایی مصرف آب روزانه را بهبود بخشد، چون در خلال بامداد و اواخر بعد از ظهر که فتوسنتز بالا است (فورست، ۱۹۹۰)، درخواست برای تعرق، به دلیل افت شیب کمبود فشار بخار برگ-به-هوا (VPD)، کم است. این پدیده همچنین امکان بازدارندگی نوری را در تابش-های بالا می‌کاهد (گامون و پیرسی، ۱۹۸۹؛ لودلو و بجورکمان، ۱۹۸۴). در زمینه اثر خورشیدگرایی بر کارایی لحظه‌ای مصرف آب در شرایط تنش گرمایی اطلاعات اندکی در دست است. به همین دلیل هدف این پژوهش بررسی اثر جابجایی برگ بر کارایی مصرف آب برگ در محیط گرم می‌باشد.

مواد و روشها

در این آزمایش نخست بذرهای (*Phaseolus vulgaris* L. var. *Provider*) در گلدان‌هایی به طول ۲۱ و قطر ۱۵ سانتی-

2- Mass absorption

1- Irradiance

رسانایی لایه مرزی اطاقک با یک کاغذ صافی واتمن^۲ سنجیده شد. اندازه برگ به کار رفته در اندازه‌گیری تبدلات گازی ثابت نگه داشته شد تا اثر اندازه برگ بر تعرق حذف شود. پیش از هر اندازه‌گیری، زاویه برگ توسط یک کلینومتر دست‌ساز برگ‌خورشید^۳ اندازه‌گیری شد (برگ و هسیائو، ۱۹۸۶). چگالی شار تابشی ساعتی از نزدیک‌ترین ایستگاه در ۱۰ کیلومتری گلخانه تهیه شد. از نرم افزار SAS برای محاسبه روابط همبستگی خطی و درجه دو بین تبدلات گازی برگ و جابجایی برگ و پولونوس استفاده شد.

نتایج

جابجایی و تراگسیل ذره‌های B از پولونوس

تراگسیل ذره‌های بتا از پولونوس از یک الگوی سینوسی روزانه پیروی کردند و کمترین تراگسیل در نیمروز و بیشترین آن در شب، متناظر با جابجایی شب‌خوابی^۴، رخ داد (شکل ۱ ب). هرگونه ناهمخوانی یا تغییر دامنه نوسان چرخه به خاطر دمای هوا و شار تابش خورشیدی می‌باشد. در نخستین روز آزمایش، پنجم مرداد، آسمان پیش از ظهر نیمه ابری بود (شکل ۱ ج). این ابرناکی بر دمای پولونوس، شار تابشی ورودی و در نتیجه تراگسیل ذره‌های بتا اثر گذاشت (شکل ۱). با افتخیز شدت نور در خلال دوره ابرناکی، تابش دریافتی و دمای پولونوس تغییر کردند. پیامد چنین تغییراتی افزایش یا کاهش تراگسیل

پولونوس، $I_0 =$ شدت پرتو بتا از منبع تالیوم ۲۰۴ در زیر پولونوس، و $T =$ تراگسیلی^۱ (گذرای) پرتوهای بتا می‌باشد.

برای ردگیری دمای پولونوس، یک دماسنج دوفلزی مس - کانستانتن به قطر ۰/۳۵ سانتیمتر در پولونوس برگچه جانبی از همان برگ فرو شد. برگچه جانبی رو به جنب و برگچه میانی رو به غرب بود. بنابراین، هندسه دو برگچه و پولونوس آنها نسبت به پرتو خورشیدی متفاوت بود. تراگسیلندگی بتا و دمای پولونوس به طور پیاپی توسط یک سامانه بهره‌سنج - نگارنده ثبت گردید. در خلال سه روز نخست آزمایش رطوبت خاک در بالای ۹۰٪ ظرفیت زراعی نگه داری شد، ولی از بعد از ظهر روز سوم آبیاری قطع گردید.

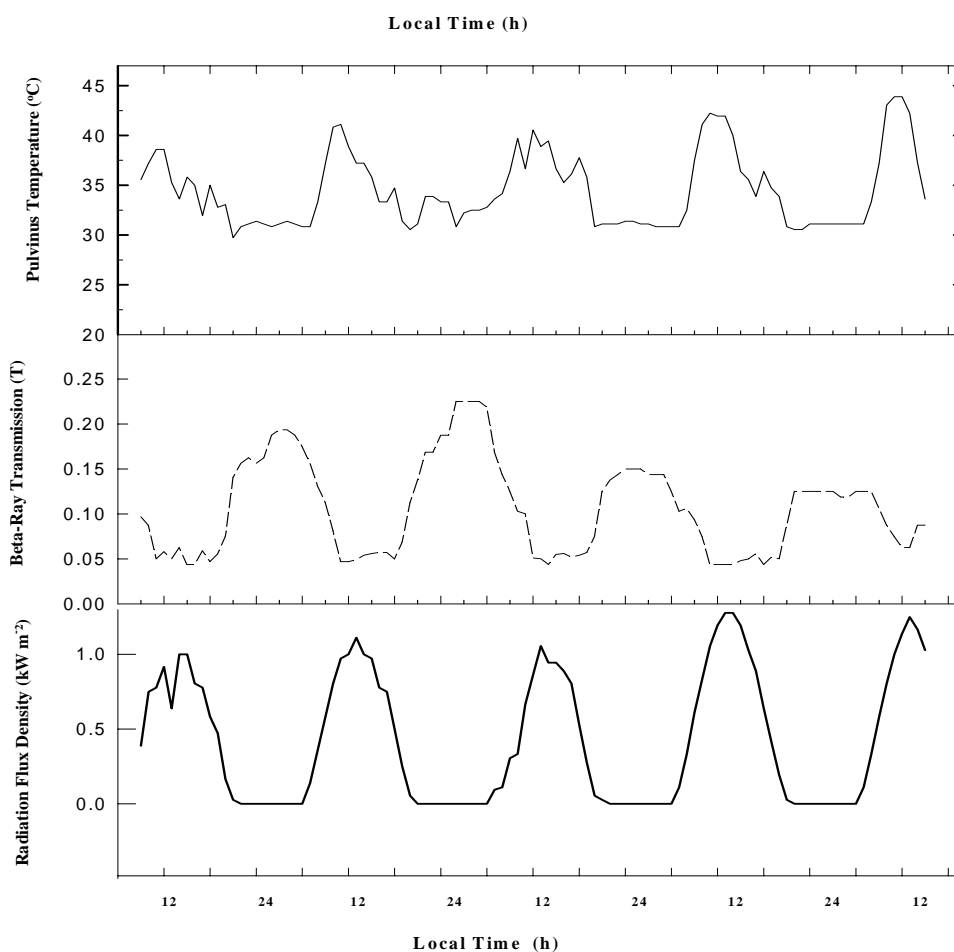
در کنار آزمایش بالا، در سه گلدان متفاوت که همانند گلدان بالا در شرایط خوش آبی بودند، تبدلات گازی برگچه میانی نسبت به زاویه میان پهنک برگ میانی و پرتو تابش برخوردی به صورت ساعتی در یک روز آفتابی اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری تبدلات گازی از سامانه فتوسنتزی LI-۶۲۰۰ (LI-COR, Inc, Lincoln, NE, USA) که مجهز به اطاقک دوگانه برگ بود، استفاده گردید. چگالی شار فوتون فتوسنتزی (PAR) در خلال اندازه‌گیری تبدلات گازی، توسط یک ردیاب کوانتومی که بر اطاقک برگ سوار بود، اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری‌ها در یک روز آفتابی با دمایی بین ۳۳ تا ۴۲ درجه سانتی‌گراد انجام گردید. پیش از اندازه‌گیری تبدلات گازی،

2- Whatman
3- Solar-foliar clinometer
4- Nyctinastic

1- Transmission

گیر در تراگسیل ذره‌های بتا از پولوینوس در خلال روزهای پی‌آیند آزمایش به خوبی با دمای پولوینوس و شار تابشی همخوانی داشت (شکل ۱). از ساعت ۱۴:۰۰ بعد از ظهر تا ساعت ۲۲:۰۰ شب به وقت محلی، تراگسیل بتا آغاز به افزایش نمود، و پس از آن در بیشینه‌اش تا ۰۴:۰۰ بامداد ثابت ماند، از آن پس تراگسیل تا نیم‌روز، در کمینه‌اش، آغاز به کاهش کرد (شکل ۱ ب).

ذره‌های بتا بود. در روزهای چهارم و پنجم با کاهش رطوبت خاک دما پولوینوس آغاز به افزایش و تراگسیل بتا کاهش یافت. تغییرات شار تابشی، به دلیل ابرناکی و وقت روز، به خوبی با دمای پولوینوس همخوانی داشت (شکل ۱ الف و ج). الگوی تراگسیل ذره‌های بتا و همچنین الگوی دمای پولوینوس به خوبی از افتاخیزهای شار تابشی پیروی کردند (شکل ۱). هرگونه تغییر چشم-



شکل ۱. تغییرات شبانه روزی (الف) دمای پولوینوس و (ب) تراگسیل ذره‌های بتا از پولوینوس گیاه (*Phaseolus vulgaris* L.) و، (ج) تغییرات شبانه روزی شار تابش خورشیدی در یک دوره پنج روزه. در سه روز نخست گیاه در شرایط خوش آبی نگه داری شد، ولی از بعد از ظهر روز سوم به گیاه آبی داده نشد.

در حالی که دیگر برگ‌های این گیاه که آزاد بودند تا جابجا شوند، تنش آبی را تحمل کرده

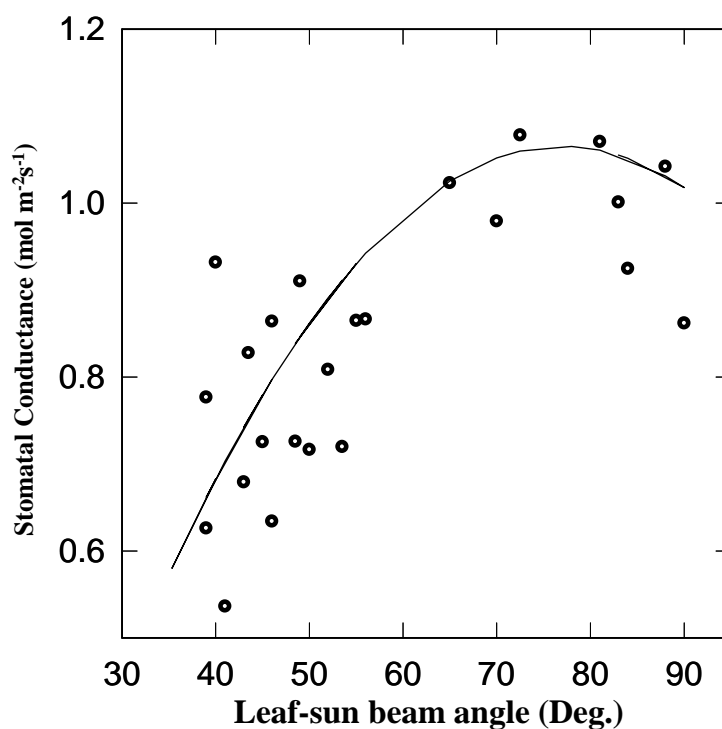
یک روز پس از آبدهی گلدان، برگچه ثابت شده و برگچه با دماسنج دوفلزی خشک شدند،

دوم معنی‌داری ($R^2 = ۰/۵۴$) دیده شد (شکل ۲). بیشینه رسانایی هنگامی رخ داد که تابش برخوردی تقریباً عمود بر سطح برگ می‌تابید. همبستگی درجه دوم بسیار بالا و معنی‌داری ($R^2 = ۰/۸۴$) نیز بین زاویه برگ-تابش برخوردی و بهره فوتوسنتز لحظه‌ای دیده شد.

و پس از آبیاری دوباره بهبود یافتند. خشکیدگی برگ ثابت به دلیل نبود جابجایی برگ، تنش آبی و در نتیجه بار شار تابشی زیاد بوده است.

تبادلات گازی

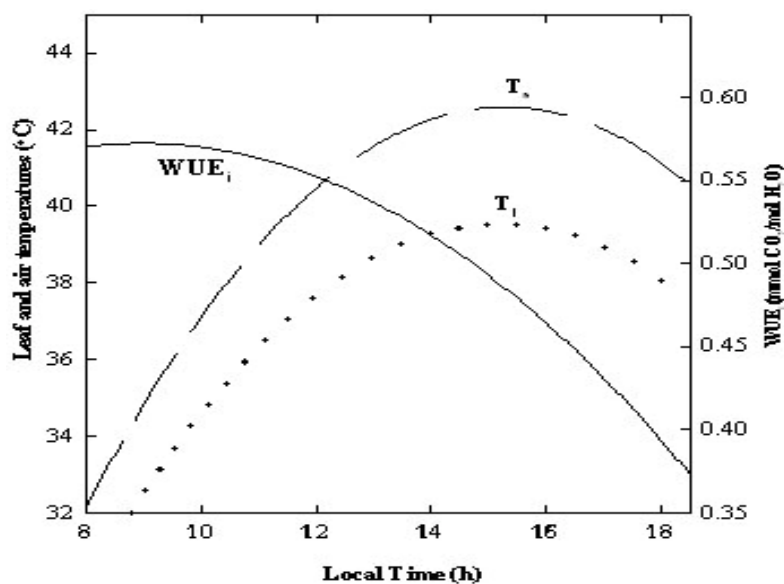
میان رسانایی روزنه به بخار آب و زاویه میان برگ-تابش برخوردی همبستگی درجه



شکل ۲) اثر جابجایی برگ بر رسانایی روزنه برگ گیاه (*Phaseolus vulgaris* L.) در خلال یک روز کاملاً آفتابی در پنجم مرداد در یک گلخانه بسته‌ی بدون ابزار خنک‌کننده هوا.

دمای هوا در بعد از ظهر افت کرد (شکل ۳). همبستگی درجه دوم ($R^2 = ۰/۸۵$) بسیار معنی‌داری بین زاویه برگ-تابش برخوردی و کارایی لحظه‌ای مصرف آب برگ دیده شد.

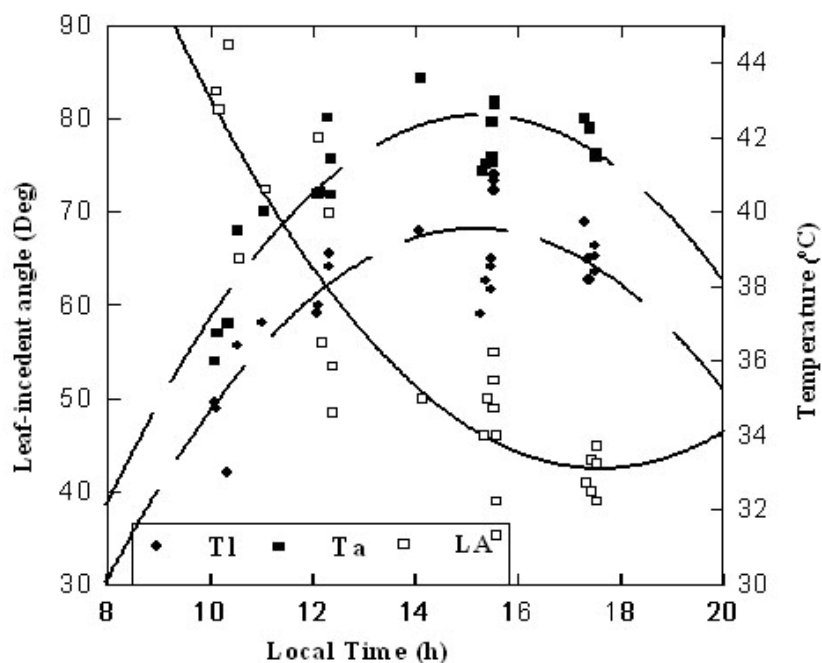
کارایی لحظه‌ای مصرف آب (WUE_i)، به عنوان نسبت بهره فوتوسنتز لحظه‌ای (P_i) به رسانایی روزنه به بخار آب (g_w) در خلال بامداد بسیار بالا بود و به سرعت با افزایش



شکل ۳ تغییرات روزانه کارایی مصرف لحظه‌ای آب (WUE_i)، دمای برگ (T_l) گیاه (*Phaseolus vulgaris* L.) و دمای هوا (T_a) در پنجم مرداد ماه در یک گلخانه بدون ابزار خنک‌کننده هوا.

تعرق بالا بود، افزایش یافت و با افزایش دمای هوا زاویه برگ-تابش برخوردی کاهش یافت (شکل ۴).

دمای برگ کارکردی معنی‌داری از دمای هوا ($r = 0.92$) بود. تفاوت میان دمای هوا و برگ در بعد از ظهرها، که درخواست برای



شکل ۴ تغییرات روزانه زاویه برگ-پرتو برخوردی خورشیدی (درجه)، دمای برگ گیاه (*Phaseolus vulgaris* L.) و دمای هوا، در روز پنجم مرداد در یک گلخانه بسته بدون ابزار خنک‌کننده هوا.

بحث و نتیجه‌گیری

گیاهان شب‌خواب یک ریتم شبانه روزی دارند که طی آن در طول شب برگ‌ها بسته شده و به سوی پایین حرکت می‌کنند، این پدیده به‌خاطر کاهش سطح رو به آسمان و کاهش گسیل تابشی شبانه و جلوگیری از سرمای برگ می‌باشد، که توسط عوامل تنظیم‌کننده ریتم شبانه‌روزی تنظیم می‌شود (اوتدا و ناکامورا، ۲۰۰۷). این پدیده یک سازگاری بوم‌شناختی می‌باشد. و با آغاز روشنایی روزانه برگ‌ها باز شده و به سوی بالا آرایش می‌یابند تا نور بیشتری را دریافت کنند. داده‌های فعالیت پولینوس در این آزمایش و نتایج دیگران (رائینی و بارتاکور، ۱۹۹۶) به روشنی این پدیده شب‌خوابی را به نمایش می‌گذارند. رخداد کاهش و افزایش تراگسیلی ذره‌های بتا از پولینوس، به ترتیب در اوایل بامداد و اواخر بعد از ظهر، نمایشگر این جابجایی ریتمی می‌باشند. به نظر می‌رسد که کاهش تراگسیلی ذره‌های بتا نشانگر بهبود وضعیت آب پولینوس در طی روز باشد، و افزایش آن در شب‌هنگام نشانه کاهش مقدار آب آن است.

نتایج این آزمایش نشان می‌دهد که دامنه نوسان تراگسیل بتا در خلال شب کاملاً ثابت نبود. این تغییرات را، در سه روز نخست، می‌توان به تغییرات دمای هوا ربط داد، در حالی که از روز سوم این تغییرات بیشتر زیر تاثیر رطوبت خاک بوده است. به نظر می‌رسد در دوره بسته شدن برگ‌ها در شب، هرگونه تغییر در تراگسیل بتا بایستی متأثر از دمای هوا و رطوبت خاک بوده باشد.

آرایش برگ با میانجی‌گری نور آبی رخ می‌دهد (دوناهو و برگ، ۱۹۹۰) و شدت نور سبب جابجایی خورشیدگریزی برگ می‌شود (یو و برگ، ۱۹۹۴). به موجب فو و اهلرینگر (۱۹۹۱)، هنگامی که دما ثابت نگه داشته شد، با افزایش چگالی شار فتوسنتزی آرایش برگ *P. vulgaris* آغاز به کاهش کرد. نتایج آزمایش ما هم نشان می‌دهد که با افزایش شدت نور در نیم‌روز، تراگسیل بتا از پولینوس کاهش یافت، و هرگونه تغییر در شدت نور بر هر دوی دما و تراگسیل پولینوس اثر گذاشت. خورشیدگریزی برگ یکی از ویژگی‌های ارزشمند سازگاری گیاهان می‌باشد (فورست و اهلرینگر، ۱۹۸۰). این پدیده اجازه می‌دهد تا گیاهان از آسیب‌های گرمایی بگریزند و رابطه آبی بایسته‌ای برای گیاه فراهم کنند. در این آزمایش هنگامی که گیاه از آب گرفته شد، برگ ثابت بر اثر بازدارندگی نوری یا نور-رنگ-بری^۱ از میان رفت، در حالی که برگ‌های آزاد با کاهش سطح برخورد تابش خورشیدی، این شرایط بسیار تنش‌زا را از سر گذراندند.

بهره فتوسنتز وابسته به بهره نفوذ دی-اکسید کربن به درون برگ و رسانایی برگ می‌باشد. نتایج این آزمایش نشان می‌دهد که نه تنها رسانایی، بلکه بهره فتوسنتز برگ لوبیا با جابجایی خورشیدگریزی کاهش می‌یابد. فورست و اهلرینگر (۱۹۸۰) رابطه درجه دوم معنی‌داری میان رسانایی روزنه و کوسینوس زاویه تابش برخوردی یافتند. به‌دلیل شرایط مناسب، دمای پایین، دریافت نور بیشتر و

1- Photobleaching

کم بود، بالاترین کارایی مصرف آب به دست آمد. در آزمایشی روی گیاه سویا (بالدوچی و همکاران، ۱۹۸۴) دیده شد که با افزایش دمای برگ به خاطر کاهش رسانایی روزنه، VPD برگ-به-هوا افزایش، و در نتیجه WUE_i سویا کاهش یافت. بنابراین، افت رسانایی روزنه در همه حالت‌ها نمی‌تواند کارایی مصرف آب را بالا ببرد، مگر این که تفاوت دمای هوا-برگ کم باشد. در آزمایش ما دمای برگ در بعد از ظهر بیش از ۳/۵ درجه سانتی‌گراد کمتر از دمای هوا بود، و این نشانه مصرف گرمای نهان تبخیر برای کاهش دمای برگ می‌باشد، به همین دلیل WUE_i در بعد ظهر به شدت کاهش یافت.

در این آزمایش تفاوت دمای هوا و برگ در طول روز ثابت نبود (شکل ۴). این تفاوت در بامداد کم بود و با افزایش بلندی خورشیدی در نیم‌روز و بعد از ظهر، فزونی یافت، در حالی که WUE_i روندی عکس این تفاوت داشت. این افزایش تفاوت دمای هوا-برگ سبب افزایش تفاوت فشار بخار آب بین هوا-برگ، در نتیجه افزایش تعرق و کاهش WUE_i گردید، در حالی که رسانایی روزنه چندان افزایش نیافت. این فرایند نشان می‌دهد هنگامی که دمای هوا بسیار بالا باشد، بهره تعرق تابع خطی از رسانایی روزنه نیست، و VPD هوا-برگ نقش سرنوشت‌سازتری بر تعرق و کارایی مصرف آب برگ دارد.

رابطه آبی خوب برای گیاه در بامداد، فتوسنتز در ساعت‌های آغازین روز بالا بود. شاکل و هال (۱۹۷۹) باور دارند هنگامی که تنش‌های محیطی پایین باشند، درخواست گیاه برای گیرش کربن بالا است، و جابجایی خورشیدخواهی غالب می‌شود، بنابراین فتوسنتز افزایش می‌یابد. در حالی که با تنش محیطی جابجایی خورشیدگریزی برگ چیره شده و فتوسنتز افت می‌کند. یافته‌های ما در این آزمایش با دیدگاه این نویسندگان همخوانی دارد.

پیشنهاد شده است که جابجایی برگ پدیده‌ای است که، در مقایسه با برگ افقی، کارایی مصرف آب را افزایش می‌دهد (فورست، ۱۹۹۰). این نظر در صورتی درست است که رسانایی جزئی روزنه دمای برگ، و در نتیجه VPD را بالا نبرد. سانتوز و همکاران (۲۰۰۶) در آزمایشی بر روی گونه‌ی *Macroptilum lathyroides* نشان دادند که شمار گل‌ها و شمار نیام‌ها در هر گیاه در شرایط جابجایی آزاد برگ به‌طور معنی‌داری بیشتر از گیاهانی بود که برگ‌های آن‌ها ثابت نگه داشته شده بود. ما در این آزمایش تبادلات گازی برگ افقی را نسنجیدیم، بنابراین نمی‌توانیم چنین مقایسه‌ای را انجام دهیم، ولی داده‌های ما نشان می‌دهد که با کاهش زاویه برگ-تابش برخوردی، کارایی لحظه‌ای مصرف آب کاسته شد. در بامداد، زمانی که جابجایی خورشیدخواهی چیره، و تفاوت دمای برگ-هوا

منابع

1. Baldocchi, D.D, Verma, S.B. and Rosenberg, N.J., 1984. Water use efficiency in a soybean field: influence of plant water stress. *Agric. Meteorol.*, 34: 53-65.
2. Blad, B.L. and D.G. Baker. 1972. Orientation and distribution of leaves within soybean canopies. *Agron. J.* 64, 26-29.
3. Berg, V.S., and s. Heuchelin. 1990. Leaf orientation of soybean seedlings: I. Effect of water potential and photosynthetic photon flux density on paraheliotropism. *Crop Sci.* 30:631-638.
4. Bielenberg, D.G., Miller, J.D., Berg, V.S. 2003. Paraheliotropism in two *Phaseolus* species: combined effects of photon flux density and Pulvinus temperature, and consequences for leaf gas exchange. *Environmental and Experimental Botany*, Elmsford, v.49, p.95-105.
5. Donahue A.D. & Berg V.S. 1990. Leaf orientation of soybean seedlings: II. Receptor sites and light stimuli. *Crop Science*, 30, 638-643.
6. Ehleringer, J.R. and I.N. forseth. 1989. Diurnal leaf movements and productivity in canopies. In G. Russwill, B. Marshall, P.G. Jarvis. Eds. *Plant Canopies: trees Growth, Form and Function*. SEB Seminar Series 31, 129-142.
7. Ehleringer, J.R. and I.N. forseth. 1980. Solar tracking by plants. *Science* 210, 1094-1098.
8. Forseth, I.N. 1990. Function of leaf movements. In *The pulvinus: Motor organ for leaf movement* (eds. R.L. Satter, H.L. Gorton & T.C. Vogelmann) pp 238-261. The American Society of Plant Physiologist, Rockville, MD.
9. Forseth, I.N., and Ehleringer J.R. 1983. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. I. Effects of leaf orientation on calculated daily carbon gain and water use efficiency. *Oecologia* 58, 10-18.
10. Forseth I.N., and Ehleringer J.R. 1980. Solar tracking response to drought in a desert annual. *Oecologia* 44, 159-163.
11. Fu, Q.A., and J.R. Ehleringer. 1991. Modification of paraheliotropic leaf movements in *Phaseolus vulgaris* by photon flux density. *Plant Cell and Environ.* 14:339-343.
12. Fu, Q.A., and J.R. Ehleringer. 1992. Crop physiology and metabolism: paraheliotropic leaf movements in common bean under different soil nutrient levels. *Crop Sci.* 32:1192-1196.
13. Gamon J.A. and Percy R.W. 1989. Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia* 70, 475-481.
14. Gates, M.D. 1980. *Biophysical ecology*. Springer-Verlag, Nwe York.
15. Gorton H.L., 1990. Stomate and pulvini: a comparision of two rhythmic, turgor-mediated movement systems. In *The pulvinus: Motor organ for leaf movement* (eds. R.L. Satter, H.L. Gorton & T.C. Vogelmann) pp 228-237. The American Society of Plant Physiologist, Rockville, MD.
16. Jones, H.G., 1992. *Plants and microclimate: A quantative approach to environmental plant physiology*. Pp 428. Cambridge University Press, Cambridge, England.

17. Kao, W.Y. and I.N. Forseth. 1991. The effect of nitrogen, light and water availability on tropic leaf movement in soybean (*Glycin max* L.). *Plant, Cell and Environ.* 14:287-293.
18. Kao, W.Y., and I.N. Forseth. 1992a. Responses of gas exchange and phototropic leaf orientation in soybean to soil water availability, leaf water potential, air temperature and photosynthesis photon flux. *Environmental and Experimental Botany* 32:153-161.
19. Kao, W.Y. and I.N. Forseth. 1992b. Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availabilities. *Plant, Cell and Environ.* 15:703-710.
20. Koller, D., Levitan, I., Briggs, W.R. 1985. The vectorial photoexcitation in solar-tracking leaves of *Lavatera cretica* (Malvacea). *Photochemistry and Photobiology*, Oxford, v.42, n.6, p.717-723.
21. Ludlow M. M. and Bjorkman O. 1984. Paraheliotropic movement in *Siratro* as a protective mechanism against induced damage to primary photosynthetic reaction: by excessive light and heat. *Planta* 161, 505-518.
22. Meyer, W.S. and S. Walker. 1981. Leaflet orientation in water stressed soybeans. *Agron. J.* 73, 1071-1074.
23. Raeini Sarjaz M., N.N Barthakur and N.P. Arnold. 1997. Leaf movement of bush bean: a biometeorological perspective. *International Journal of Biometeorology*, 40: 81 85.
24. Santos, A.M., Rosa, L.M.G., Franke, L.B., Nabinger, C. 2006. Heliotropism and water availability effects on flowering dynamics and seed production in *Macroptilium lathyroides*. *Revista Brasileira de Sementes*, 28, 45-52.
25. Satter R.L., Applewhite P.B, Kries Jr D.G. & Galston A.W. 1973. Rhythmic leaflet movement in *Albizzia julibrissin*. *Plant Physiology* 52, 202-207.
26. Shackel K.A., and Hall, A.E. 1979. Reversible leaflet movements in relation to drought adaptation of cowpeas, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Aust. J. Plant Physiol.*, 6, 265-276.
27. Ueda, M. and Nakamura, Y. 2007. Chemical basis of plant leaf movement. *Plant and Cell Physiology*, 48:900-907
28. Vogelmann T.C. 1984. Site of light perception and motor cells in a sun-tracking lupine (*Lupinus succulentus*). *Physiologia Plantarum*, 62, 335-340.
29. Wien H. & Wallace D. 1973. Light-induced leaflet orientation in *Phaseolus vulgaris* (L). *Crop Science*, 13, 721-724.
30. Yu, F., and V.S. Berg. 1994. Control of paraheliotropism in two *Phaseolus* species. *Plant Physiol.*, 106:1567-1573.

The effect of leaf movement on leaf gas exchange and instantaneous leaf water-use efficiency for leguminous species

M. Raeini-Sarjaz¹ & V. Chalavi²

Abstract:

Environmental stresses, especially in pastures, cause yield reduction. Therefore, growing species which endure stressful conditions is important. The leguminous species due to their heliotropic functionality could reduce these stresses. Solar tracking leaf movements in some plant families are one of the important ecological adaptations. The leguminous species during the leaf movements regulate the incident radiation and leaf water potential. In favourite environmental conditions leaves are diaheliotropic and intercept more radiation, while during the stress conditions they move away, paraheliotropic, from the sun incident radiation. Therefore, the aim of this research is to evaluate the effect of bean leaf movements at heat stress condition on instantaneous leaf water-use efficiency (WUE_i), stomatal conductance and leaf temperature. Potted plants of bush bean (*Phaseolus vulgaris* L. var. Provider) at the stage of the second extended trifoliolate leaf, which were grown in Chicot sandy loam soil under well-watered condition in greenhouse, were chosen for this research. One plant was used to measure the pulvinus water status and pulvinus bending by using a beta-ray gauging (BRG) meter using a point source of thallium-204 (^{204}Tl). Leaf gas exchange measurements took place at air temperature interval of 33-42°C by a steady-state LI-6200 photosynthesis system. A Copper-constantan thermocouple was used to monitor pulvinus temperature. Pulvinus bending followed the daily circadian rhythm. Quadratic significant correlations were found between leaf-incident angle and stomatal conductance ($R^2 = 0.54$; $p < 0.01$), and photosynthesis rate ($R^2 = 0.84$; $p < 0.01$). By reduction of leaf-incident angle and increase of air temperature WUE_i reduced. The leaf temperature remained below air temperature and was a significant function of it ($r = 0.92$; $p < 0.01$). In conclusion, air thermal stress causes leaf paraheliotropic movement, and regulate leaf temperature and leaf water loses.

Keywords: ecological adaptations, leaf movement, heliotropic, stomatal conductance, water-use efficiency, beta particles, leguminous species

¹ Assistant Professor, Department of Irrigation, The University of Mazandaran

² Assistant Professor, Department of Horticulture, The University of Mazandaran