

اثر تنش خشکی بر شاخص‌های رشد، فاکتورهای فتوسنتزی، میزان پروتئین و محتوای یونی در بخش‌های هوایی و زیرزمینی دو رقم سویا

The effect of drought stress on growth parameters, photosynthetic factors, content of protein, Na and K in shoot and root in two soybean cultivars

مریم نیاکان* و مهلاقا قربانلی
گروه زیست‌شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد گرگان

دریافت: ۱۳۸۵/۲/۱۶ پذیرش: ۱۳۸۶/۱/۱۵

چکیده

در این تحقیق پاسخ اندام هوایی و زیرزمینی دو رقم سویا (گرگان ۳ و ویلیامز) به تنش ملایم و شدید خشکی بررسی شد. پس از گذشت سه هفته، سه تیمار آبیاری شامل هر روز (شاهد)، سه روز (تنش ملایم) و پنج روز در میان (تنش شدید) آبیاری در گلدان اعمال گردید. نتایج نشان داد که وزن خشک ساقه، طول ریشه و ساقه تعداد میانگره و سطح برگ در تنش ملایم و شدید خشکی در هر دو رقم اختلاف معنی‌داری نداشت، لیکن مقدار قندهای محلول در برگ آن‌ها کاهش یافت. میزان کلروفیل a و b در تنش خشکی شدید و ملایم در هر دو رقم کاهش یافت، اما نسبت کلروفیل a/b در رقم گرگان ۳ تغییرات معنی‌داری را نشان نداد. مقدار پروتئین کل در ریشه اندام هوایی و گرهک با افزایش شدت تنش کاهش یافت که این کاهش در رقم ویلیامز بیشتر بود. میزان پتابسیم در اندام هوایی و سدیم در ریشه هر دو رقم در مقایسه با شاهد کاهش یافت.

واژه‌های کلیدی: خشکی، سویا، رشد، قند، کلروفیل، پتابسیم، سدیم

* مسئول مکاتبه

مقدمه

رشد گیاه یکی از پیچیده‌ترین و حساس‌ترین پدیده‌های حیاتی نسبت به پارامترهای محیطی می‌باشد که بازتاب پاسخ گیاه نسبت به متغیرهای محیطی است. کاهش رشد تحت شرایط نامناسب محیطی به قطع ارتباط بین عملکردهای گیاه نسبت داده می‌شود. لذا، رشد نیاز ویژه به ارتباط مناسب بین فرایندهای متابولیسمی بخش‌های مختلف دارد. (Davies *et al.* 1999, Zhoikevich & Pustovoita 1993, Brevedan & Egli 2003)

در این میان، آب جایگاه ویژه‌ای داشته و همواره از آن به عنوان تاثیرگذارترین عامل بر رشد گیاه یاد می‌شود. نوشتارهای متعددی در مورد اثر تنفس خشکی بر رشد و تولیدات گیاهان زراعی وجود دارد که همگی نقش تخریبی کاهش آب را روی بسیاری از زمینه‌های رشد تایید می‌کند. به عنوان مثال، پژوهش‌ها نشان داده است که بهره‌وری بیشینه از حجم خاک توسط ریشه یکی از بهترین مکانیسم‌های سازشی در برابر خشکی است که منجر به افزایش وزن ریشه می‌شود. این افزایش ناشی از مهار شدن شاخه‌زایی و تولید برگ‌های جدید در اندام‌های هوایی است که این امر را می‌توان به برتری‌بودن افزایش رشد ریشه نسبت به اندام هوایی ارتباط داد. در این راستا، نتایج پژوهش یاسین و العمری (Yassen & Alomary 1993) روی ریشه سویا نشان‌دهنده تخصیص یافتن مقدار زیادی از کربن ثبت شده به ریشه‌های جدید و تقسیم شدن بخشی از کربوهیدرات‌ها به این بخش در گیاهان تحت تنفس سویا می‌باشد. از سوی دیگر، پاسخ سریع برگ از طریق کاهش رشد پهنه‌ک برگ و تعداد برگ‌های جدید نمایانگر حساسیت این بخش از گیاه نسبت به کاهش آب می‌باشد. (Hoogenboom *et al.* 2005) به دنبال دارد (Hisao 1973). گیاهان تیره نیامداران تنها گیاهان زراعی می‌باشند که توانایی استفاده از نیتروژن را هم از طریق جذب نیتروژن معدنی از خاک و هم جذب نیتروژن مولکولی را از طریق همزیستی نشان می‌دهند. گرهک‌های موجود بر ریشه این گیاهان اولین جایگاه ثبت نیتروژن در گیاهان همزیست با باکتری ریزوبیوم بوده که این بخش از گیاه نیز به تغییر مقدار آب موجود در خاک حساس می‌باشد. کاهش ثبت نیتروژن در نیامداران در پاسخ به تنفس آبی در پژوهش‌های متعددی گزارش شده است (Galves *et al.* 2005). در این راستا عنوان شده است که تنفس آبی از طریق افزایش مقاومت گرهک‌ها در برابر گازها ایجاد شرایط غیر هوایی را مهیا و القاء پیری را در این بخش تسريع و موجب غیر فعال شدن آنزیم نیتروژن‌ناز می‌شود.

از سوی دیگر، یکی از راهکارهای مناسب گیاهان در پاسخ به تنفس خشکی افزایش مواد محلول و فعال اسمزی است که با حفظ خاصیت آبگیری و تورژسانس سلول انجام فرایندهای متابولیسمی را از خطرات کمبود آبی ایمن می‌سازد که از جمله این ترکیبات می‌توان

به کربوهیدرات‌هایی نظیر گلوکز، فروکتوز، ساکارز و پلی‌ساکاریدها اشاره کرد (Hanson & Hitz 1982, Jones *et al.* 1980).

همچنین کلروپلاست و رنگیزهای موجود در آن نیز از خشکی تاثیر می‌پذیرند. به عنوان مثال، تنش خشکی سبب هیدرولیز پروتئین‌های تیلاکوبیدی و کاهش مقدار کلروفیل a و b می‌گردد (Synerri *et al.* 1933) و عنوان شده است که تجزیه پروتئین‌های کلروپلاستی منبع با ارزشی جهت اشکال قابل تحرک نیتروژن به محض ورود به شرایط تنش است. در این راستا، می‌توان تجزیه کلروفیل را به عنوان یک مرحله مقدماتی در تخریب پروتئین‌ها درنظر گرفت (Martin & Torres 1992). همچنین کاهش رطوبت پاسخ‌هایی نظیر تخریب پروتئین‌ها و انباست برخی از اسیدهای آمینه آزاد را در جهت حفظ تنظیم فشار اسمزی سلول را به دنبال دارد (Yamada & Fukutoku 1986).

از سوی دیگر، گزارش شده است که تحمیل تنش خشکی بر ریشه گیاهان سبب تغییر سرعت جذب مواد معدنی و گردش آن‌ها در پیکره گیاه شد که سبب تغییر pH شیره خام شده و این عامل نیز به نوبه خود ترشح هورمون‌های گیاهی را متاثر می‌سازد. پتاسیم اولین کاتیون معدنی است که در پاسخ به شرایط کم آبی انباسته می‌شود (Sween *et al.* 2003).

ارتباط بین پتاسیم و تنش خشکی در برخی از گونه‌های گیاهی مورد ارزیابی واقع شده است (Yin & Vyn 2002). به عنوان مثال، قند و یون پتاسیم از مواد اسمزی موثر در گیاه ذرت می‌باشد که افزایش شدت تنش خشکی بر مقدار آن‌ها می‌افزاید و این امر بیشتر در برگ‌های بالغ به چشم می‌خورد. ضمناً عنوان شده است که افزایش یون‌ها در برگ‌های تحت تنش ممکن است ناشی از افزایش جذب و یا کاهش انتقال و یا تغییرات نا متجانس رشد در بخش‌های مختلف باشد (Jones *et al.* 1980).

پاسخ گیاهان به تنش‌های مختلف محیطی از جمله تنش خشکی متفاوت بوده که این تفاوت حتی در تقسیمات زیر گونه‌ای نیز مشاهده می‌شود. گیاه سویا که جزو گیاهان متحمل به خشکی معرفی می‌شود، از این امر مستثنی نبوده و بین ارقام آن درجات متفاوتی از این تحمل مشاهده می‌شود. تجربه نشان داده است که رقم گرگان ۳ نسبت به ویلیامز شرایط کم آبی را بهتر تحمل می‌کند که علت این امر هنوز کاملاً مشخص نشده است.

هدف از انجام این پژوهش مقایسه پاسخ دو رقم سویا (گرگان ۳ و ویلیامز) در برابر تنش ملایم و شدید خشکی می‌باشد تا از این طریق مکانیسم‌های احتمالی تحمل بینهای رقم گرگان ۳ نسبت به ویلیامز مورد ارزیابی قرار گیرد.

روش بررسی

کشت سویا: بذر مربوط به دو رقم سویا (*Glycine max L. cvs Gorgan3 & Williams*) از بخش دانه‌های روغنی مرکز گرگان تهیه و پس از انتخاب بذرهای همگن از هر رقم هر یک جدآگانه با باکتری (*Bradyrhizobium japonicum*) تلچیح شدند. بدین ترتیب که دانه‌ها با محلول ۱۰ درصد ساکارز آغشته و سپس با باکتری ترکیب شدند تا حدی که بذر سیاه رنگ گردد. سپس جهت کشت ارقام سویا ۲۴ گلدان به ابعاد $17 \times 13 \times 13$ سانتی‌متر مربع تهیه و برای هر گلدان مقدار تقریبی دو کیلوگرم خاک شامل خاک مزرعه ماسه و کود آلی (۶:۳:۳) در نظر گرفته شد. از این تعداد گلدان نیمی به رقم گرگان ۳ و نیمی دیگر به رقم ویلیامز اختصاص داده شد. قبل از جوانه‌زنی بذرهای گلدان‌ها هر ۴۸ ساعت یکبار به مقدار ۵۰ میلی‌لیتر آبیاری شده و بعد از ظهور لپه‌ها به گلخانه منتقل شدند. در گلخانه گلدان‌ها تحت شرایط شدت نوری ۱۴۰۰۰ لوکس و دوره نوری ۱۴ ساعته و دمای ۲۳ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند.

پس از انتقال گلدان‌ها به گلخانه، گیاهانی که از نظر ریختی (ارتفاع، تعداد برگ، اندازه برگ و ...) با سایر گیاهان متناسب نبودند حذف و سرانجام در داخل هر گلدان یک گیاه با بهینه رشد باقی گذاشته شد. با پدیدارشدن اولین برگ مرکب سه تیمار مختلف آبیاری شامل هر ۲۴ ساعت (شاهد)، ۷۲ ساعت (سه روز در میان، تنفس ملایم) و ۱۲۰ ساعت (پنج روز در میان، تنفس شدید) یکبار ۱۵۰ میلی‌لیتر آب در ساعت مشخص از روز به مدت ۲۰ روز برای اندام‌های هوایی و ریشه و ۴۰ روز برای گرهک در نظر گرفته شد.

آنالیز رشد: جهت بررسی اثر تنفس خشکی روی ویژگی‌های ریختی ارقام مورد نظر و مقایسه آن‌ها تحت شرایط تنفس خشکی، برخی از فاکتورهای رشد از قبیل، ارتفاع گیاه، وزن تر و خشک بخش‌های زیرزمینی (ریشه و گرهک) و هوایی (ساقه و اولین برگ مرکب شامل سه برگچه) مورد ارزیابی قرار گرفت. بعد از اتمام مدت تیمار، وزن تر ریشه و گرهک (پس از شستشو با آب مقطر و خشک نمودن آن)، ساقه و اولین برگ مرکب و نیز وزن خشک اندام‌های یاد شده بعد از قرار گرفتن در دمای ۹۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت در آون توسط ترازوی دیجیتال تعیین گردید. طول ساقه و ریشه نیز توسط خط‌کش مدلی متري اندازه‌گيری شد.

سنجهش قندهای محلول: در ابتدا ریشه، ساقه و اولین برگ مرکب از گیاهان تحت تیمار و نیز شاهد جدا و در آون در حرارت ۹۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت خشک شدند. پس از توزیین آن‌ها، به هر یک ۱۰ میلی‌لیتر الکل ۷۰ درصد افزوده و در ظروف پلی‌اتیلنی در فریزر

یخچال به مدت یک هفته قرار داد شد. سپس مراحل زیر در مورد آنها اجرا شد: برداشتن یک میلی‌لیتر از بخش بالایی این محلول و رسانیدن حجم آن به دو میلی‌لیتر، افزودن یک میلی‌لیتر فنل پنج درصد و پنج میلی‌لیتر اسید سولفوریک غلیظ، خواندن جذب نوری در محلول موج ۴۸۵ نانومتر در مقابل شاهد. جهت تعیین مقدار قندهای محلول از نمونه‌های مورد نظر از منحنی استاندارد گلوکز با گلاظت‌های مختلف استفاده شد و مقدار قندهای محلول بر حسب گرم در گرم خشک نمونه گیاهی محاسبه گردید (Kochert 1978).

سنجدش کلروفیل a و b: اولین برگ گیاهان مورد نظر پس از جداسازی وزن شده و در پنج میلی‌لیتر استن ساییده و همگن شدند. در مرحله بعد نمونه‌ها در ۳۰۰۰ دور به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفیوژ گشته و پس از جداسازی سوپر ناتانت حجم آن توسط استن ۸۰ درصد به پنج میلی‌لیتر رسانیده شد. سپس جهت تعیین مقدار کلروفیل a و b بر حسب میلی‌گرم در گرم بافت مورد نظر، جذب نمونه‌ها در طول موج‌های ۶۴۵ و ۶۵۲ و ۶۶۲ خوانده شد (Bruisma 1963).

سنجدش پروتئین: در این مرحله بخش‌های ریشه، ساقه، برگ و گرهک پس از خشک شدن در آون در بافر تریس همگن شده و پس از سانتریفیوژ نمودن آنها به محلول رویی معرف A (کربنات سدیم اشباع) معرف B (محلول سولفات مس یک درصد) معرف C (ترکیبی از معرفهای فوق) و معرف D (فولن-سیوکالتو) مطابق با روش سوری و همکاران (Lowry *et al.* 1951) افزوده و در بن ماری در دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفته و جذب نوری نمونه‌ها در طول موج ۶۲۵ نانومتر در مقابل شاهد دستگاه قرائت شد. در پایان میزان پروتئین بر حسب گرم در گرم وزن خشک با کمک رسم منحنی استاندارد توسط سرم آلبومین گاوی محاسبه شد.

سنجدش Na^+ , K^+ : در ابتدا اندام هوایی (برگ و ساقه) و اندام زیرزمینی از یکدیگر جدا و پس از شستشو با آب مقطر در آون حرارت ۹۰ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. مقدار پتاسیم و سدیم در دو اندام یاد شده توسط دستگاه فلیم فتوомتر و از طریق منحنی استاندارد با استفاده از فرمول $\% \text{Na}, \% \text{K} = \frac{D \times V}{10000m} \times \frac{100}{DM}$ که در آن D: میزان رقت، V: حجم محلول حاصل از انحلال خاکستر، M: وزن نمونه گیاه که خاکستر شده است و DM: درصد ماده خشک گیاه می‌باشد، محاسبه شد.

محاسبه آماری: با احتساب چهار تکرار برای شاهد و تیمارهای تنش ملایم و شدید خشکی آزمایش بر اساس شاخص میانگین و انحراف معیار صورت گرفت. تجزیه و تحلیل داده‌ها از طریق واریانس دو عاملی و میانگین انجام شد. همچنین، مقایسه بین تیمارها و شاهد بر اساس آزمون دانکن در سطوح پنج درصد و یک درصد توسط برنامه آماری Mstat C محاسبه شد.

نتیجه

اثر تیمارهای مختلف آبیاری بر فاکتورهای رشد

ریشه: نتایج حاصل از اندازه‌گیری طول ریشه نشان داد که هیچ‌گونه اختلاف معنی‌داری بین گیاهان شاهد و تحت تنش ملایم و شدید خشکی در دو رقم وجود ندارد. از سوی دیگر، در رقم گرگان ۳ وزن ماده تر ریشه در تیمار شدید خشکی افزایشی را نسبت تنش ملایم نشان داد که این افزایش معنی‌دار نمی‌باشد، لیکن هر دو تیمار کاهشی را نسبت گیاهان شاهد نشان دادند که در سطح پنج درصد معنی‌دار بود. در رقم ویلیامز نیز بین ماده تر ریشه گیاهان شاهد و تنش ملایم اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد، لیکن کاهش معنی‌داری بین تیمارهای تنش شدید خشکی با گیاهان شاهد و تیمار تنش ملایم مشاهده شد. همچنین ماده خشک ریشه بین سه تیمار آبیاری در رقم گرگان ۳ اختلاف معنی‌داری را نشان نداد، لیکن در رقم ویلیامز تنش شدید خشکی سبب کاهش معنی‌دار ماده خشک ریشه در مقایسه با شاهد و تیمار تنش ملایم خشکی شد (جدول ۲).

گرهک: وزن تر گرهک‌های رقم گرگان ۳ در تیمار تنش شدید خشکی کاهش معنی‌داری را نسبت به گیاهان شاهد نمایش داد، لیکن تیمار شدید خشکی تاثیری بر این فاکتور نداشت. نتیجه مشابهی نیز در رقم ویلیامز مشاهده شد. از سوی دیگر، تیمار تنش ملایم خشکی سبب کاهش وزن خشک گرهک در رقم گرگان ۳ نسبت گیاهان شاهد شد که این کاهش معنی‌دار بود. تنش شدید خشکی نیز سبب کاهش معنی‌دار وزن خشک گرهک نسبت به شاهد شد که این کاهش نسبت به تنش ملایم معنی‌دار نبود. در رقم ویلیامز وزن خشک گرهک در دو تیمار خشکی کاهش معنی‌دار را نسبت به شاهد نمایش داد (جدول ۲).

ساقه: در رقم گرگان ۳ و ویلیامز تنش ملایم و شدید خشکی کاهش معنی‌داری را در طول ساقه نسبت به شاهد ایجاد کرد که این نتیجه در دو رقم مورد آزمایش مشابه بود. در مورد تعداد میانگرۀ نیز بین دو رقم اختلاف معنی‌داری در دو تیمار یاد شده نسبت به شاهد حاصل شد که این اختلاف در مقایسه بین دو تیمار معنی‌دار نبود. نتیجه مشابهی نیز در مورد وزن تر ساقه دو رقم مشاهده شد. در رقم گرگان ۳ بین ماده خشک ساقه در تیمارهای تنش ملایم و شدید آبیاری تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد، لیکن هر دو تیمار کاهش معنی‌داری را نسبت به شاهد نشان دادند، در حالی که در رقم ویلیامز بین این دو تیمار اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۲).

برگ: همچنان که در جدول ۲ مشاهده می‌شود، بین تعداد برگ و سطح برگ در هر دو رقم در تیمارهای مورد آزمایش اختلاف معنی‌داری وجود نداشت، لیکن با شاهد این تفاوت معنی‌دار بود. وزن تر برگ در دو رقم اختلاف معنی‌داری را در تنش ملایم و شدید خشکی و نیز شاهد نشان داد، در حالی که بین دو تیمار یاد شده وزن خشک هر دو رقم اختلاف معنی‌دار نبوده، ولیکن در مقایسه با شاهد این اختلاف معنی‌دار بود.

اثر تیمارهای مختلف آبیاری بر میزان قندهای محلول

در پژوهش حاضر، افزایش شدت تنش روند صعودی معنی‌داری را در مقدار قندهای محلول در برگ رقم گرگان ۳ نسبت به تنش ملایم و شاهد نشان داد، در صورتی که در رقم ویلیامز اختلاف معنی‌داری بین سه سطح آبیاری مشاهده نگردید. همچنین میزان قندهای محلول در ساقه رقم گرگان ۳ تنها در تنش شدید افزایش یافت، در صورتی که در رقم ویلیامز این افزایش هم در تنش ملایم و هم شدید مشاهده شد. در ریشه هر دو رقم افزایش معنی‌داری هم در تنش ملایم و هم تنش شدید مشاهده شد (جدول ۳).

اثر تیمارهای مختلف آبیاری بر میزان کلروفیل برگ

- **کلروفیل a:** میزان کلروفیل a در برگ رقم گرگان ۳ تحت سه تیمار آبیاری کاهش معنی‌داری یافت. در رقم ویلیامز میزان این رنگیزه در تنش خشکی ملایم و شدید اختلاف معنی‌داری را نمایش نداد (جدول ۱).

- **کلروفیل b:** میزان کلروفیل b نیز در برگ رقم گرگان ۳ تحت سه تیمار آبیاری کاهش معنی‌داری یافت که چنین نتیجه‌ای نیز در رقم ویلیامز حاصل شد (جدول ۱).

اثر تیمارهای مختلف آبیاری بر میزان پروتئین کل

در رقم گرگان ۳، میزان پروتئین در برگ و گرهک حساستر از ساقه و ریشه بود، بدین معنی که در دو بخش برگ و گرهک در تنش‌های مختلف خشکی کاهش بیشتری یافت که در رقم ویلیامز نیز چنین نتیجه‌ای مشاهده شد. همچنین میزان پروتئین موجود در گرهک شاهد رقم گرگان ۳ به مراتب بیشتر از رقم ویلیامز بود و تحت تاثیر تنش خشکی میزان آن در رقم گرگان ۳ کاهش کمتری یافت (جدول ۳).

اثر تیمارهای مختلف آبیاری بر میزان پتاسیم و سدیم

اندام هوایی: در رقم گرگان ۳ بین غلظت یون پتاسیم در بخش هوایی گیاهان تحت دو تیمار آبیاری تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد، لیکن گیاهان تحت این تیمار روند کاهش معنی‌داری را نسبت به شاهد طی کردند. در رقم ویلیامز تنش شدید خشکی منجر به کاهش معنی‌دار این یون در اندام هوایی شد. تنش ملایم نیز بر غلظت این یون اثر گذاشت و کاهش معنی‌داری را نسبت به شاهد نشان داد (جدول ۳). از سوی دیگر، تنش ملایم و شدید خشکی بر میزان سدیم اندام هوایی دو رقم یاد شده اثر معنی‌داری نداشت (جدول ۳).

اندام زیرزمینی: مقدار پتاسیم در بخش زیرزمینی گیاهان رقم گرگان ۳ تحت تیمار تنش ملایم و شدید خشکی هیچگونه اختلاف معنی‌داری را نمایش نداد، لیکن کاهش مقدار پتاسیم در این دو تیمار آبیاری نسبت به گیاهان شاهد معنی‌دار بود. در رقم ویلیامز بین مقدار این یون در سه سطح آبیاری تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. از سوی دیگر، تنش ملایم سبب کاهش معنی‌دار سدیم در ریشه رقم گرگان ۳ نسبت شاهد شد که این مورد نیز در رقم ویلیامز نیز مشاهده شد (جدول ۳).

جدول ۱- اثر سه تیمار آبیاری روی مقدار کلروفیل a و b (mg/g fw) در دو رقم سویا (اعداد نشانگر C: شاهد (هر روز آبیاری)، D-3: سه روز در میان آبیاری، D-5: پنج روز در میان آبیاری

Table 1. The effect of three irrigation treatments on chlorophylls a and b content (mg/g fw) in two soybean cultivars. The values indicate Mean \pm SE; C, control every day irrigation; 3-D, once in three day irrigation; 5-D, once in five day irrigation

Cultivar	Irrigation	Chlorophyll a	Chlorophyll b	Chlorophyll a/b
Gorgan 3	C	13.92 \pm 0.033	a 5.633 \pm 0.05	a 2.471
	3-D	9.75 \pm 0.042	c 4.217 \pm 0.063	c 2.312
	5-D	9.311 \pm 0.118	d 4.214 \pm 0.056	c 2.209
Williams	C	11.42 \pm 0.114	a 5.268 \pm 0.032	a 2.167
	3-D	8.332 \pm 0.096	a 3.615 \pm 0.186	c 2.304
	5-D	8.348 \pm 0.038	d 3.618 \pm 0.085	c 2.307

جدول ۲- اثر سه تیمار آبیاری بر فاکتورهای رشد دو بخش هوایی و زیرزمینی دو رقم سویا (اعداد نشانگر (هر روز آبیاری)، C: شاهد (هر روز آبیاری)، D-3: هر سه روز آبیاری، D-5: هر پنج روز آبیاری
Table 2. The effect of three irrigation treatments on growth factors in shoots and roots in two soybean cultivars. The values indicate Mean \pm SE; C, control every day irrigation; 3-D, once in three day irrigation; 5-D, once in five day irrigation

Parameters	Williams			Gorgan 3		
	C	3-D	5-D	C	3-D	5-D
-Leaf fresh weight (g)	0.213 \pm 0.004 a	0.095 \pm 0.001 d	0.084 \pm 0.001 d	0.1909 \pm 0.007 a	0.078 \pm 0.007 d	0.057 \pm 0.001 d
-Leaf drought weight (g)	0.056 a	0.032 b	0.029 b	0.055 \pm 0.001 a	0.032 b	0.029 c
-Leaf special area (cm ²)	2.43 \pm 0.14 b	1.58 \pm 0.11 c	0.42 \pm 0.09 d	2.69 \pm 0.07 a	a 1.48 \pm 0.17 c	1.23 \pm 0.09 d
-Leaf area (cm ²)	30 \pm 2.31 a	13.88 \pm 2.92 b	8.61 \pm 2.51 b	33.33 \pm 3 a	8.22 \pm 0.02 b	8.94 \pm 2.31 b
-Stem lenght (cm)	49.4 \pm 72.52 a	19.28 \pm 3.39 b	17.72 \pm 1.79 b	44.72 \pm 2.9 a	18.41 \pm 2.03 b	15.9 \pm 1.12 b
-Internode number	4.75 \pm 0.25 a	2.5 \pm 0.28 b	2.25 \pm 0.25 b	5 \pm 0 a	2.75 \pm 0.25 b	225 \pm 0.25 b
-Stem fresh weight (g)	1.12 \pm 0.04 a	0.56 \pm 0.06 bc	0.48 \pm 0.02 bc	1.19 \pm 0.02 a	0.063 \pm 0.08 b	0.45 \pm 0.05 c
-Stem dry weight (g)	0.17 a	0.097 b	0.095 b	0.167 a	0.107 a	0.09 b
-Root lenght (cm)	13.95 \pm 0.97 a	10.6 \pm 1.1 b	13.68 \pm 1 b	15.42 \pm 2.16 a	14.31 \pm 1.86 a	11.95 \pm 1.52 b
-Root fresh weight (g)	0.18 \pm 0.09 a	0.398 \pm 0.5 b	0.477 \pm 0.06 b	1.06 \pm 0.16 a	0.836 \pm 0.18 a	0.418 \pm 0.04 b
-Root dry weight (g)	0.057 b	0.057 b	0.042 b	0.0911 a	0.085 b	0.057 b
-Nodule fresh weight (g)	2.14 \pm 0.02 a	0.985 \pm 0.01 b	0.703 \pm 0.07 bc	1.98 \pm 0.03 a	0.723 \pm 0.1 bc	0.493 \pm 0.03 c
-Nodule dry weight (g)	0.563 \pm 0.03 a	0.33 \pm 0.09 b	0.0256 \pm 0.04 bc	0.372 \pm 0.08 a	0.242 \pm 0.03 b	0.077 \pm 0.01 c

جدول ۳- اثر سه تیمار آبیاری بر میزان قندهای محلول (mg/g dw)، پروتئین کل (mg/g dw) در بخش‌های هوایی و زیرزمینی دو رقم سویا. اعداد نشانگر پتاسیم و سدیم (g/1000 g dw) در بخش‌های هوایی و زیرزمینی دو رقم سویا. C: شاهد (هر روز آبیاری)، 3-D: هر سه روز آبیاری، 5-D: هر پنج روز آبیاری

Table 3. The effect of three irrigation treatments on growth factors, content of soluble sugars (mg/g dw) total protein (mg/g dw) and Na^+ and K^+ (g /1000 g dw) in shoot and root two soybean cultivars. The values indicate Mean \pm SE; C, control every day irrigation; 3-D, once in three day irrigation; 5-D, once in five day irrigation

Parameters	Gorgan 3			Williams		
	C	3-D	5-D	C	3-D	5-D
Solution sugars (g /1000 g dw)	Leaf	194.1 \pm 0.02 b	203.1 \pm 0.3 b	297.7 \pm 0.01 b	183.9 \pm 0.01 b	213.1 \pm 0.02 b
	Stem	136.8 \pm 0.02 b	141.7 \pm 0.01 b	210.1 \pm 0.01 a	111.1 \pm 0.01 c	136.1 \pm 0.01 b
	Root	162.2 \pm 0.02 d	201.4 \pm 0.3 b	272.7 \pm 0.03 a	111.1 \pm 0.01 c	152.5 \pm 0.02 b
	Leaf	334.4 \pm 4.7 a	257.7 \pm 3.2 c	107.9 \pm 0.85 e	271.6 \pm 0.82 b	180.5 \pm 1.5 d
	Stem	122.9 \pm 1.1 a	121.7 \pm 0.48 a	54.3 \pm 0.56 d	92.7 \pm 0.41 b	68.9 \pm 0.39 c
	Root	97.9 \pm 0.46 a	97.9 \pm 0.46 a	31.55 \pm 1.3 d	78.6 \pm 1.1 b	47.42 \pm 0.95 c
	Nodul	147.1 \pm 0.21 a	44.58 \pm 0.2 d	42.93 \pm 0.22 e	85.55 \pm 0.31 b	50.22 \pm 0.28 c
	Shoot	2.7 \pm 0.08 a	2.28 \pm 0.07 d	2.27 \pm 0.07 bc	2.37 \pm 0.07 bc	2.16 \pm 0.06 d
	Root	1.54 \pm 0.05 a	1.06 \pm 0.03 b	1.18 \pm 0.03 b	1.21 \pm 0.04 b	1.04 \pm 0.3 b
K^+ content (g /1000 g dw)	Shoot	0.09 \pm 0.02 a	0.117 \pm 0.3 b	0.109 \pm 0.05 a	0.113 \pm 0.07 a	0.118 \pm 0.09 a
	Root	0.555 \pm 0.01 a	0.382 \pm 0.09 b	0.382 \pm 0.09 ab	0.458 \pm 0.09 ab	0.36 \pm 0.09 b
Na^+ content (g /1000 g dw)	Shoot					
	Root					

بحث

مقالات‌های متعددی در زمینه اثر تنفس خشکی بر رشد گیاهان موجود می‌باشد که همگی اثرات تحریبی تنفس آبی را روی بسیاری از فرایندهای رشد تایید می‌کند. مطابق نتایج به دست آمده تنفس آبی وزن تر و خشک ریشه رقم ویلیامز را بیش از گرگان ۳ تحت تاثیر قرار

داد که می‌توان آن را به وجود مکانیسم سازشی مناسب تر رقم گرگان ۳ نسبت به ویلیامز در پاسخ به تنفس خشکی نسبت داد. این مکانیسم سازشی یا به علت گسترش بیشینه سیستم ریشه‌ای برای استفاده بهینه از آب و یا به علت حفظ تورم مثبت با ایجاد ترکیبات فعال اسمزی می‌باشد.

تحت شرایط تنفس در ریشه بسیاری از گیاهان زراعی تعداد زیادی ریشه‌های فرعی ایجاد می‌شود که سطح این ریشه‌ها کوچک بوده و شامل تارهای کشنده تک‌سلولی می‌باشد. وجود این ریشه‌های فرعی به شاخه بندی و توسعه سیستم ریشه‌ای کمک نموده و موجب افزایش توانایی آن در جذب آب می‌شود. همچنین بنا به عقیده هوگنبوون و همکاران (Hoogenboon *et al.* 1997a) گیاهان تحت تنفس مقدار بیشتری از کربن ثبت شده را به ریشه‌ها اختصاص می‌دهند.

از سوی دیگر، وزن تر و خشک گرهک‌های دو رقم نیز تحت تاثیر تنفس ملایم و شدید خشکی قرار گرفتند. گزارش شده است که گرهک‌های برخی از گیاهان ظرفیت لازم برای تنظیم اسمزی را دارا می‌باشد و این امر سبب ادامه رشد ریشه‌ها در پتانسیل آبی پایین می‌گردد (Yamada & Fukutoku 1986). کاهش معنی‌دار وزن خشک گرهک رقم ویلیامز در تنفس شدید خشکی در مقایسه با تیمار مشابه در رقم گرگان ۳ را شاید بتوان به عدم وجود مکانیسم‌های اسمزی لازم در جهت تنظیم اسمزی در نتیجه سازگاری مناسب رقم گرگان ۳ به تنفس آبی دانست.

از سوی دیگر، در تایید حساس بودن برگ به کاهش رطوبت خاک پژوهش‌های متعددی در گیاهان مختلف صورت گرفته است که همگی آن‌ها حاکی از کاهش سطح و تعداد برگ تحت این شرایط می‌باشد (Xia 1994, Rasolve 1993, Zhoikevich *et al.* 1993).

ضیا (Xia 1994)، محدود گشتن سطح برگ سویا در تنفس خشکی را به کاهش تقسیم و توسعه سلولی نسبت داد و رکود پتانسیل آبی خاک را سبب روند نزولی در تولید برگ دانست. از سوی دیگر، وزن تر و وزن خشک برگ‌ها در دو تیمار نیز تحت تاثیر کاهش مقدار آب قرار گرفتند.

همچنین از سوی دیگر، پژوهش‌های متعددی در زمینه کربوهیدرات‌های محلول تحت شرایط تنفس‌های گوناگون از جمله خشکی، شوری و ... صورت گرفته است که همگی دال بر نقش ترکیبات مذکور در تنظیم اسمزی است. در پژوهش حاضر نیز افزایش معنی‌دار قندهای محلول در تیمارهای مختلف خشکی مشاهده شد.

افزایش قندهای محلول را می‌توان به دلایل زیر توجیه نمود: تجزیه پلی‌کاربیدها نظیر نشاسته، سنتز قندها از مسیر غیر فتوسنتزی، عدم تبدیل این ترکیبات به محصولات دیگر، کاهش انتقال از برگ‌ها به دیگر اندام‌ها و یا متوقف گشتن رشد

(Premachander *et al.* 1991, Hisao 1973) مقدار کلروفیل a و b نیز تحت تاثیر تنفس خشکی واقع گشته که به کاهش مقدار این رنگیزه همراه با کاهش میزان آب در گیاهان متعدد اشاره شده است (Syenerri *et al.* 1993).

چنانکه در جدول ۱ مشاهده می شود، نسبت کلروفیل در رقم گرگان ۳ در تیمارهای تنفس خشکی اختلاف معنی داری را نشان نمی دهد، در صورتی که این نسبت در رقم ویلیامز در تیمارها تنفس ملایم و شدید خشکی کاهش معنی داری را نمایش می دهد که در طی تنفس خشکی می تواند به عنوان شاخصی برای ارقام متحمل به خشکی در نظر گرفته شود.

همچنین نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد که تنفس خشکی سبب کاهش پروتئین کل در بخش های هوایی و زیرزمینی از جمله گرهک شد. تخریب پروتئین ها و انباست برخی از اسیدهای آمینه در جهت حفظ تنظیم اسمرزی تحت شرایط خشکی در گیاهانی نظری سویا (Izzo *et al.* 1990) گزارش شده است. برخی از پژوهشگران رکود سنتر پروتئین را به کاهش تعداد پلی زومهای سلول نسبت دادند (Yamada & Fukutoku 1986). ذرت و آفتابگردان (Creelman *et al.* 1990) از سوی دیگر، شدت کاهش پروتئین ها در گرهک دو رقم نشانگ حساس بودن این دو بخش به شرایط کم آبی است که در رقم ویلیامز این حساسیت بیشتر به چشم می خورد.

از سوی دیگر، نتایج حاصل از بخش مقدار یون پتاسیم در ریشه گیاه گرگان ۳ نشان داد که تنفس خشکی (ملایم و شدید) منجر به کاهش مقدار یون پتاسیم نسبت به مقدار اولیه آن در گیاه شاهد شد که کاهش یون مذکور در طی تنفس آبی توسط مونس و کینگ (Munns & King 1988) در گندم نیز گزارش شده است.

به نظر می رسد که کاهش پتاسیل آبی سبب کاهش پتاسیم در ریشه گشته که این خود سبب کاهش انتقال یون K^+ از ریشه به اندام هوایی می شود. در رقم ویلیامز تنفس آب تانیری بر مقدار پتاسیم در بخش زیرزمینی نداشته و در اندام هوایی تنفس ملایم موجب کاهش این یون شده در حالی که در تنفس شدید خشکی میزان این یون با شاهد اختلاف معنی داری را نمایش نداد. از سوی دیگر، میزان سدیم در دو رقم و در اندام های زیرزمینی و هوایی تغییرات معنی داری را طی نکرد.

با استناد به نتایج حاصل از سنجش تاثیر نقش ملایم و شدید خشکی روی فاکتورهای رشد دو رقم گرگان ۳ و ویلیامز ملاحظه شد که تنفس ملایم و شدید خشکی به یک میزان روی برخی از نشان ویژه های ریختی (تعداد برگ، سطح برگ، طول ساقه، تعداد میانگین و طول ریشه) اثر گذاشته و از این نظر اختلاف بین دو رقم مشاهده نشد. در نشان ویژه های دیگر نظری وزن خشک ریشه و گرهک، رقم گرگان کمتر تحت تاثیر تنفس شدید خشکی نسبت به رقم ویلیامز قرار گرفت. همچنین تنفس خشکی بر میزان قندهای محلول برگ رقم گرگان ۳ با شدت

بیشتری سبب به رقم ویلیامز اثر گذاشت و افزایش چشمگیر این ترکیبات در تنفس شدید خشکی حاکی از نقش این ترکیبات در بالا بردن فشار اسمزی جهت حفظ مقدار آب در این اندام می‌باشد.

همچنین کاهش مقدار کلروفیل a و b توأم با کاهش پتانسیل آبی خاک در این پژوهش مشاهده شد. از سوی دیگر، ثبوت نسبت کلروفیل در رقم گرگان ۳ تحت تیمارهای مختلف آبیاری را می‌توان به مقاومت بیشتر آن در مقایسه با رقم ویلیامز نسبت داد. یون پتانسیم نیز با افزایش شدت تنفس در رقم گرگان ۳ کاهش یافت در حالی که میزان یون سدیم در دو رقم و در اندام‌های زیرزمینی و هوایی تغییر معنی‌داری نیافت. در مجموع می‌توان چنین نتیجه‌گیری کرد که رقم گرگان ۳ با در پیش گرفتن برخی از مسیرهای بیوشیمیابی پاسخ مناسبتری را نسبت به رقم ویلیامز در رویارویی با تنفس خشکی نشان داد.

منابع

جهت ملاحظه منابع به متن انگلیسی مراجعه شود.

نشانی نگارنده‌گان: مریم نیاکان (E-mail: mnniakan@yahoo.com) و دکتر مهلهقا قربانی (E-mail: ghorbanli@yahoo.com)، گروه زیست شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد گرگان، گرگان.

Reference

- BREVEDAN, R.E. and EGLI, D.B. 2003. Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence and yield of soybean. *Crop Science* 43: 2083-2088.
- BRUISMA, J. 1963. The quantitative analysis of chlorophyll a & b in plant extract. *Photochem. Photobiol.* 12: 241-249.
- CREELMAN, R.A., MASON, H.S., BENSEN, R.S., BOYER, J.S. and MULLET, J.E. 1990. Water deficits abscisic acid causes differential inhibition of shoot, root growth in soybean seedling. *Plant Physiol.* 92: 205-214.
- DAVEY, A.G. and SIMPSON, R.J. 1990. Nitrogen fixation by subterranean clover at varying stage of nodule dehydration. *J. Exp. Botany* 41: 1175-1187.
- DAVIES, W.J., MANIFILED, T. and ETHRRINGTON, A.M. 1999. Sensing of soil water status and the regulation of plant growth and development. *Plant Cell & Environment* 13: 709-719.
- DEJECON, A. and PLANCHON, C. 1991. Water status effects on denitrogen and photosynthesis in soybean. *Agron. J.* 83: 316-322.
- GALVES, L., ESTHER, M., GONZALES, D. and IGOR, A. 2005. Evidence for carbon flux short age and strong carbon/nitrogen interactions in pea nodules at early stage of water stress. *J. Exp. Bot.* 56: 2551- 2561.
- HANSON, A.D. and HITZ, W.D. 1982. Metabolism response of mesophytes to plant water deficit. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 163-203.
- HISAO, T. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- HOOGENBOOM, G., HUCK, M.G. and PETERSON, M. 1987a. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. *Agron. J.* 79: 607-614.
- HOOGENBOOM, G., PETERSON, C.M. and HUEK, M.G. 1987b. Shoot growth rate of soybean as affected by drought stress. *Agron. J.* 79: 598-607.
- IZZO, F.N., QUARTACCI, M.F. and IZZO, R. 1990. Water stress induced change in protein and free amino acid in field-grown maize and sunflower. *Plant Physiol. Biochem.* 28: 531-537.

- JONES, M.M., OSMOND, C.B. and TURNER, N.C. 1980. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 7: 193-205.
- KOCHERT, G. 1978. Carbohydrate determination by the phenol sulfuric acid method *In:* Helebust J.A. & Craig, J.S. (ed.): *Hand book of phycologia method:* 56-97. Cambridge University Press. Cambridge.
- LOWRY, O.H., ROSEBROUGH, N.J. and RAND, R.J. 1951. Protein measurement with the folinphenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193: 265-275.
- MARTIN, B. and TORRES, N.A.R. 1992. Effects of water deficits stress on photosynthesis, its components and component limitations and on water use efficiency in wheat. *Plant Physiol.* 100: 733-739.
- MUNNS, R. and KING, R.W. 1988. Abscisic acid is not the only inhibitor in the transpiration stream of wheat plant. *Plant Physiol.* 88: 703-708.
- NAYYAR, H., KAUR, S., KUMAR, S., SING, K.J. and DHIER, K.K. 2005. Involvement of polyamines in contrasting sensitivity of chickpea and soybean to water deficits stress. *Bot. Bull. Acad. Sci.* 46: 333-338.
- PREMACHANDRE, G.S., SANEOKA, H. and FUJITA, K. 1991. Osmotic adjustment and stomata response to water deficits in maize. *J. Exp. Botany* 43: 1451-1456.
- RASOLVE, B. 1993. Regulation of photosynthetic CO₂ exchange in leaves during development of water deficits in the radicle zone of cotton. *Russian Plant Physiol.* 40: 588-594.
- SWEEN, D.W., LONG, J.H. and KIRKHAM, M.B. 2003. A signal irrigation to improve early maturing soybean yield and quality. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 167: 235-240.
- SYNERRI, C.L.M., PIZINO, C. and NAVARIIZZO, F. 1993. Chemical changes and O₂ production in thylakoid membrane under water stress. *Plant Physiol.* 87: 211- 216.
- XIA, M.Z. 1994. Effects of soil drought during the generative development phase of faba bean (*Vicia faba*) on photosynthetic characters and biomass production. *J. Agr. Sci.* 122: 67-72.

-
- YAMADA, Y. and FUKUTOKU, Y. 1986. Effect of water stress on soybean stress. Soybean in tropical and sub tropical cropping system. The Asian Vegetable Research & Development Center, Shanbue, Taiwan, China. Chapter 48: 373-382.
- YASSEN, B.T and ALOMARY, S.S. 1993. An analysis of the effect of water stress on leaf growth and yield three barley cultivar. Irrig. Sci. 14: 157-162.
- YIN, X. and VYN, T.Y. 2002. Soybean responses to potassium placement and tillage alternatives following no-till. Agronomy Journal 94: 1367-1374.
- ZHOIKEVICH, V.N. and PUSTOVOITOVA, T.N. 1993. Growth of leaves of *Cucumis sativus* L. and content of phytohormones in them during soil drought. Russian Plant Physiol. 40: 595-599.