تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد یازدهم، شماره سوم، پائیز ۱۳۹۷
٦۰۳-٦۱٤
http://dx.doi.org/10.22077/escs.2017.360.1068

اثر تنش خشکی بر برخی ویژگی‌های فتوسنتزی کوشیا (*Kochia scoparia* L.) در یک آزمایش گلخانه‌ای

بی بی الهه موسوی‌فر[۱]، حمیدرضا خزاعی[۲*]، محمد کافی[۲]
۱. دانشجوی دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی، دانشگاه فردوسی مشهد.
۲. استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد.

تاریخ دریافت: ۹۵/۰۸/۱۸؛ تاریخ پذیرش: ۹۶/۰۳/۲۳

چکیده

مطالعه‌ای با هدف بررسی تأثیر تنش خشکی بر فتوسنتز و عوامل مؤثر بر آن در گیاه کوشیا در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۳ تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه فردوسی مشهد در سال ۹۲-۱۳۹۱اجرا شد. ۹ تیمار خشکی شامل: شاهد (بدون تنش)، تنش ملایم در مرحله رویشی، تنش شدید در مرحله رویشی، تنش ملایم در مرحله زایشی، تنش شدید در مرحله زایشی، تنش ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید در مرحله زایشی، تنش شدید در مرحله رویشی و تنش ملایم در مرحله زایشی، تنش ملایم در کل دوره رشد و تنش شدید در کل دوره رشد گیاه بودند. نتایج نشان داد که غلظت کلروفیل a و b، رنگ‌دانه کل و قرائت کلروفیل‌متر در تیمارهای تحت تنش نسبت به شاهد کمتر بود و بین تیمارهای شاهد و تنش ملایم خشکی در مرحله رویشی تفاوت معنی‌داری ازلحاظ آماری مشاهده نشد. اثر خشکی بر شاخص‌های فلورسانس کلروفیل معنی‌دار بود و حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II به دلیل افزایش فلورسانس مبدأ و کاهش فلورسانس حداکثر، کاهش یافت. میزان فتوسنتز نیز تحت تأثیر خشکی در مراحل مختلف رشد کاهش یافت. بیشترین و کمترین میزان زیست‌توده نیز به ترتیب در تیمارهای شاهد و تنش شدید کل دوره مشاهده شد. میزان عملکرد زیست‌توده در شاهد، تنش ملایم در مرحله رویشی، تنش شدید در مرحله رویشی، تنش ملایم در مرحله زایشی، تنش شدید در مرحله زایشی، تنش ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید در مرحله زایشی، تنش شدید در مرحله رویشی و تنش ملایم در مرحله زایشی، تنش ملایم در کل دوره رشد و تنش شدید در کل دوره رشد گیاه به ترتیب ۴۲/۹۳، ۳۶/۷۵، ۲۷/۰۹، ۳۷/۲۹، ۳۲/۸۰، ۲۹/۷۲، ۲۵/۷۶، ۳۴/۶۹ و ۲۱ گرم در بوته بود. درنهایت این مطالعه نشان داد که عوامل روزنه‌ای (تعرق، هدایت روزنه‌ای و CO_2 زیر روزنه) با فتوسنتز همبستگی معنی‌داری نداشتند و بنابراین نقش محدودکننده‌ای در فتوسنتز و زیست‌توده کوشیا ندارند؛ اما عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای (کلروفیل a و b، قرائت کلروفیل‌متر و حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II) با میزان فتوسنتز همبستگی مثبت و معنی‌داری داشتند و کاهش در هریک از این عوامل به کاهش در میزان فتوسنتز و زیست‌توده منجر شد.

***واژه‌های کلیدی:* تبادلات گازی، رنگیزه‌های فتوسنتزی، فلورسانس کلروفیل، کارایی مصرف آب فتوسنتزی**

مقدمه

تنش خشکی یکی از مشکلات تولید محصولات کشاورزی در بسیاری از نقاط دنیا به‌ویژه مناطق خشک و نیمه‌خشک است. ایران به دلیل موقعیت جغرافیایی، عوامل اقلیمی و ساختار طبیعی خود جزء مناطق خشک تا نیمه‌خشک محسوب می‌شود (Kafi et al., 2010b). لذا راهبرد کم آبیاری و تجدیدنظر در کشت گیاهان دارای نیاز آبی بالا و جایگزینی گیاهان دارای نیاز آبی پایین و کم‌توقع مانند کوشیا بسیار مهم و ضروری به نظر می‌رسد. کوشیا (*Bassia scoparia* (syn. *Kochia scoparia* (L.) Schrad) اگرچه به‌عنوان یک‌گونه علف هرز در منابع از آن نام برده

---

[*] نگارنده پاسخگو: حمید رضا خزاعی. پست الکترونیک: h.khazaie@um.ac.ir

می‌شود بااین‌حال به‌عنوان یک گیاه شورزی متحمل به شوری و خشکی جهت تولید علوفه، توجه برخی اکولوژیست‌های مرتعی را در سراسر جهان را به خود جلب کرده است (Lieth and Lohmann, 2000). عملکرد علوفه و میزان پروتئین کوشیا مشابه یونجه است. این گیاه ابتدا توسط کشاورزان مناطق بسیار خشک که گیاهان دیگر به‌سختی قادر به رشد در زمین‌های آن‌ها بودند، کشت شد به همین دلیل آن را یونجه فقرا نیز نامیده‌اند، اما مهم‌ترین تفاوت آن با یونجه در این است که مقدار علوفه مشابه را با نصف میزان آب موردنیاز یونجه تولید می‌کند (Kafi et al., 2010 a). مطالعات متعدد نشان می‌دهد که کوشیا قادر است حدود ۳۰ تا ۳۵ تن در هکتار علوفه تر و ۱۱ تا ۱۴ تن در هکتار زیست‌توده خشک در شرایط خراسان تولید کند (Kafi et al., 2010a; Nabati et al., 2011b)؛ بنابراین کوشیا می‌تواند به‌عنوان یک علوفه جایگزین به‌ویژه در مناطقی که با کمبود شدید علوفه مواجه هستند مورداستفاده قرار بگیرد و اگر بتوان به‌موقع نسبت به برداشت یا چرای علوفه‌ی آن اقدام نمود علاوه بر تولید علوفه خوش‌خوراک بر کیفیت خاک افزوده و از فرسایش آن جلوگیری و نیز باعث اصلاح خاک می‌گردد (Jami Al-Ahmadi and Kafi, 2008).

کمبود آب از طریق ایجاد تغییرات آناتومیک، مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی بر جنبه‌های مختلف رشد و نمو و پتانسیل عملکرد گیاه تأثیر می‌گذارد و فتوسنتز جزو اولین فرآیندهای فیزیولوژیکی است که تحت تأثیر تنش خشکی کاهش‌یافته و متعاقب آن تولید ماده خشک گیاه نیز کم می‌شود (Jill et al., 2012; Miyashita et al., 2005). عوامل محدودکننده فتوسنتز تحت تنش‌های محیطی به دو گروه تقسیم می‌شوند. گروه اول عوامل محدودکننده روزنه‌ای که با بسته شدن روزنه‌ها در شرایط تنش، فتوسنتز را محدود می‌کنند و منجر به کاهش شدید جذب CO_2 و به دنبال آن کاهش در تولید مواد فتوسنتزی ازجمله ATP و NADPH و محدودیت تثبیت CO_2 در گیاهان می‌شود (Efeoglu et al., 2009; Lawlor and Cornic, 2002). محدود شدن جذب و ساخت CO_2 ممکن است عدم تعادلی بین فعالیت فتوشیمیایی در فتوسیستم II و نیاز الکترون برای فتوسنتز ایجاد کند که منجر به‌پیش برانگیختگی و بازدارندگی نوری مراکز فتوسیستم II (Souza et al., 2004)، بازدارندگی چرخه‌ی کالوین و کاهش فسفوریلاسیون نوری و درنهایت تخریب کلروپلاست‌ها، به کاهش و یا توقف فتوسنتز و عملکرد گیاه منجر شود (Flexas and Medrano, 2002; Flexas et al, 2007). گروه دوم عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای که شامل عوامل مؤثر بر فتوسنتز مانند مقدار کلروفیل (Chaves et al., 2009) مقدار و فعالیت آنزیم روبیسکو، انتقال الکترون فتوسنتزی، فسفوریلاسیون نوری و مقدار متابولیت‌ها (Flexas and Medrano, 2002) می‌باشند که فتوسنتز را از طریق اثر مستقیم کمبود آب بر فرآیندهای بیوشیمیایی فرآوری کربن محدود می‌کنند. علاوه بر این تنش خشکی می تواند باعث ایجاد تنش اکسیداتیو شود که این فرآیند می‌تواند نقش ویژه‌ای در تخریب سامانه فتوسنتزی، تخریب غشای سلولی و کلروپلاستی و متعاقب آن، کاهش مقدار رنگ‌دانه‌های کلروفیل a و b و کاهش توانایی فتوسنتز ایفا کند (Fayez and Bazaid, 2013; Oliviera-Neto et al., 2009). در این راستا، گیاهان قادرند با تولید ترکیبات آنتی‌اکسیدانی نظیر کاروتنوئیدها از ساختارهای سلولی خود در برابر رادیکال‌های فعال تولیدشده در شرایط تنش محافظت کنند (Bettaieb et al., 2011).

امروزه علاوه بر میزان کلروفیل (Pessarkli, 1999)، فلورسانس کلروفیل نیز به‌عنوان یک معیار سنجش برای اندازه‌گیری تأثیر تنش‌های محیطی، ازجمله تنش آب بر گونه‌های زراعی و تعیین میزان مقاومت به خشکی آن‌ها پیشنهادشده است. درواقع فلورسانس کلروفیل روشی سریع و غیر تخریبی است و اطلاعات حاصل از آن میزان سلامت غشای تیلاکوئید و کارایی نسبی انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I را نشان می‌دهد (Paknejad et al., 2007). وقتی اولین کوئینون‌های گیرنده الکترون فتوسیستم II (کوئینون A) در وضعیت کاملاً اکسیدشده هستند، سیستم دارای کمترین فلورسانس (F_o) است که به‌تدریج با افزایش احیا شدن این مولکول‌ها، فلورسانس افزایش می‌یابد. این روند تا احیای کامل مولکول‌های آن ادامه پیدا می‌کند. در چنین حالتی مرکز فتوسیستم در حالت احیای کامل بوده، دارای بیشترین فلورسانس (F_m) است. در حقیقت تنش خشکی، ظرفیت پذیرش و انتقال الکترون را کاهش داده، درنتیجه سیستم به‌سرعت به F_m می‌رسد که نتیجه آن کاهش فلورسانس متغیر (F_v) خواهد بود (Lepedus et al., 2012). از طرفی با افزایش شدت نور، سیستم فتوسنتزی با یک روش تنظیمی برای کاهش انرژی القاشده تحریکی، انرژی مازاد را به طریق افزایش خاموشی غیرفتوشیمیایی به‌صورت فرآیند غیرتشعشی از دست می‌دهد. با این سازوکار تنظیمی،

ضمن حفاظت از مرکز واکنش، موجب می‌گردد که حداقل صدمه به این مرکز وارد شود (Mamnuei and Sayed Sharifi, 2011; Nabati et al., 2015). ازاین‌رو، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به‌صورت نسبت F_v/F_m (نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس ماکزیمم) بیان می‌شود و تنش‌های محیطی با تأثیر بر فتوسیستم II از طریق افزایش فلورسانس کلروفیل و کاهش تولید و ذخیره فرآورده‌های انتقال الکترون (ATP و NADPH)، باعث کاهش این نسبت می‌شوند (Lepedus et al., 2012). بعلاوه تحت شرایط تنش شدید خشکی کاهش کارایی مصرف آب فتوسنتزی به دلیل پسابیدگی سلول‌های مزوفیل و کاهش میزان فتوسنتز گزارش شده است (Taiz and Zeiger, 2006).

با توجه به مطالب فوق جهت بررسی تأثیر تنش خشکی بر سامانه فتوسنتزی گیاه می‌توان از ویژگی‌هایی مانند تبادلات، محتوای رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی (Chaves et al., 2009) و مقدار فلورسانس کلروفیل (Kauser et al., 2006) استفاده کرد. ازآنجاکه در شرایط تنش خشکی، کوشیا میزان تولید ماده خشک رضایت بخشی دارد لذا مطالعه فتوسنتز و عوامل وابسته به آن در شرایط تنش می‌تواند دیدگاه‌های فیزیولوژیک مناسبی را برای محققان در درک رفتار این گیاه در مواجهه با تنش فراهم سازد؛ بنابراین آزمایشی گلخانه‌ای جهت بررسی پارامترهای تبادلات گازی در ارتباط با روابط آبی و کلروفیل و اهمیت نقش هرکدام از فاکتورهای اندازه‌گیری شده در افزایش مقدار فتوسنتز و زیست‌توده کوشیا انجام شد.

مواد و روش‌ها

به‌منظور بررسی تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی در مراحل رشد رویشی و زایشی بر برخی ویژگی‌های فتوسنتزی گیاه کوشیا توده محلی سبزوار آزمایشی در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۳ تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه فردوسی مشهد از ۱۳۹۱-۹۲ انجام شد. نه تیمار خشکی در نظر گرفته‌شده شامل: وضعیت رطوبتی مطلوب (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی خاک) در کل دوره رشد گیاه (شاهد)، تنش ملایم خشکی (۷۰ درصد ظرفیت زراعی خاک) در مرحله رویشی، تنش شدید خشکی (۳۰ درصد ظرفیت زراعی خاک) در مرحله رویشی، تنش ملایم در مرحله زایشی، تنش شدید در مرحله زایشی، تنش ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید در مرحله زایشی، تنش شدید در مرحله رویشی و تنش ملایم در مرحله زایشی، تنش ملایم در کل دوره رشد گیاه، تنش شدید در کل دوره رشد گیاه بودند.

برای انجام آزمایش از گلدان‌های سطلی بزرگ با قطر دهانه ۳۹، قطر کف ۲۶ و ارتفاع ۴۱ سانتیمتر با وزن ۹۵۰ گرم استفاده شد که با ۳۰ کیلوگرم خاک لومی شنی پر شدند. در ۱۵ اسفند در هر گلدان ۵ بذر با فواصل یکسان به‌صورت سطحی کشت شد و پس‌ازآن در همه گلدان‌ها در حد ظرفیت زراعی آبیاری انجام شد. پس از سبز شدن (در ۱۷ اسفندماه) و استقرار کامل (۱۸ فروردین‌ماه که ارتفاع گیاه به‌طور متوسط ۱۰ سانتیمتر بود) تعداد ۲ گیاه را باقی گذاشته و بقیه بوته‌ها حذف شدند. برای تعیین میزان آب موردنیاز هر گلدان در هر بار آبیاری، در ابتدای آزمایش ظرفیت زراعی خاک موردنظر مشخص شد. بدین منظور ۵ گلدان با وزن و اندازه یکسان انتخاب و درون تمام آن‌ها به میزان مساوی از خاک تهیه‌شده برای آزمایش پر شد. سپس با محاسبه تخلخل خاک که در مطالعات فیزیک خاک با رطوبت اشباع خاک برابر است (Kirkham, 2005) گلدان‌ها از میزان آب کافی اشباع شدند و بعد در زیر نایلون قرار گرفتند تا آب تنها از طریق ثقلی خارج شود و وزن آن‌ها هر ۸ ساعت یادداشت شد. زمانی که منحنی خروج آب ثابت شد با توزین گلدان‌ها میزان آب در ظرفیت زراعی مشخص گردید و دو سطح دیگر تنش بر مبنای درصدی از ظرفیت زراعی اعمال شد که با توجه به اهمیت موضوع این کار سه نوبت تکرار شد. سپس به‌صورت روزانه گلدان‌ها وزن گردید تا در صورت کمتر بودن وزن آن‌ها از حد معین و بر اساس کمبود آب نسبت به سطح موردنظر، میزان آب موردنیاز جهت تأمین رطوبت موردنظر، به هر گلدان اضافه شود. در این میان ۷ نمونه‌گیری تخریبی (به فواصل ۱۴ روز از ۱۸ فروردین تا ۱۸ مردادماه) جهت اندازه‌گیری زیست‌توده گیاهی و شاخص‌های رشدی انجام شد تا در محاسبه آب موردنیاز هر تیمار خللی ایجاد نکند. درمجموع هر تیمار دارای ۸ گلدان (۷ گلدان جهت نمونه‌گیری تخریبی و یک گلدان برای عملکرد جارو در زمان رسیدگی فیزیولوژیک (۱۸ مهرماه) در نظر گرفته شد) در هر تکرار و تعداد کل گلدان‌های آزمایش ۲۱۶ عدد بود. تنش رویشی از زمان استقرار گیاه تا آغاز ایجاد گل‌آذین در ساقه اصلی و تنش‌زایشی از آغاز ایجاد گل‌آذین در ساقه اصلی تا گرده‌افشانی در نظر گرفته شد.

به‌منظور اندازه‌گیری پارامترهای مختلف تبادلات گازی ازجمله سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ، هدایت روزنه‌ای، تعرق و میزان دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای در تیمارها، از

دستگاه اندازه‌گیری فتوسنتز مدل (LCA4) استفاده شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها در مرحله گرده‌افشانی (۱۸ مردادماه) و در جوان‌ترین برگ کاملاً توسعه‌یافته انجام شد. به‌منظور تعیین کارایی مصرف آب فتوسنتزی سرعت فتوسنتز به تعرق تقسیم شد. در همین زمان شاخص‌های فلورسانس کلروفیل با استفاده از دستگاه فلوریمتر OPTI (مدل OS1-FL) و قرائت عدد کلروفیل‌متر نیز با دستگاه Mintola Reading SPAD-502, Japan اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها از روش آرنون (Arnon, 1967) استفاده شد. برای این منظور نیم گرم برگ تازه از برگ‌های جوان کاملاً توسعه‌یافته جدا و استخراج رنگ‌دانه‌ها با استفاده از استون ۸۰ درصد انجام شد. میزان جذب در طول‌موج‌های ۶۶۳ نانومتر برای کلروفیل a، ۶۴۵ برای کلروفیل b و ۴۷۰ برای کاروتنوئیدها با دستگاه اسپکتروفتومتر UV/Visible مدل Jenway 6305 قرائت شد و بر اساس معادله‌های زیر میزان انواع کلروفیل و کاروتنوئیدها محاسبه شد.

$$C_a=(\text{۱۹/۳} \times A\ \text{۶۶۳}-\text{۰/۸۶} \times A\text{۶۴۵})V/\ \text{۱۰۰}W \qquad [\text{۱}]$$

$$C_b=(\text{۱۹/۳} \times A\ \text{۶۴۵}-\text{۳/۶} \times A\text{۶۶۳})V/\ \text{۱۰۰}W \qquad [\text{۲}]$$

$$C_{x+c}= \text{۱۰۰}\ (A\ \text{۴۷۰})-\text{۳/۲۷}\ (mgC_a) - \text{۱۰۴}\ (mgC_b)/\text{۲۲۷} \qquad [\text{۳}]$$

V= حجم محلول صاف‌شده، A = جذب نور در طول‌موج‌های ۶۶۳، ۶۴۵، ۴۷۰ نانومتر و W= وزن تر نمونه برحسب گرم است. درنهایت دومین بوته‌ی موجود در گلدان نیز جهت اندازه‌گیری وزن خشک بوته در مرحله گرده‌افشانی برداشت شد و در آون در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۷۲ ساعت قرار گرفت و سپس توزین شد. برای تجزیه آماری داده‌ها و تعیین روابط صفات با یکدیگر از نرم‌افزار SAS 9.1 استفاده شد و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از LSD در سطح احتمال ۵ درصد انجام گرفت.

نتایج و بحث

رنگیزه‌های فتوسنتزی

اثر خشکی بر میزان کلروفیل a و کلروفیل b، در سطح یک درصد معنی‌دار شد (جدول ۱). میزان این دو ویژگی در تیمار شاهد و تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی بیشترین بود (جدول ۳). به نظر می‌رسد گیاهان تیمار تنش ملایم خشکی در مرحله رویشی با رفع تنش خشکی در مرحله زایشی توانستند به‌طور کامل بازیابی و ترمیم رنگیزه‌های فتوسنتزی تا رسیدن به سطح تیمار شاهد را انجام دهند؛ اما گیاهان تیمار تنش شدید خشکی در مرحله رویشی با رفع تنش به‌طور کامل قادر به بازیابی کلروفیل a و کلروفیل b نبودند (جدول ۳). بعلاوه میزان این دو صفت در تیمار تنش شدید کل دوره کمترین بود (جدول ۳). تنش خشکی شدید منجر به کاهش کارایی استفاده از کربن، کندی سرعت سنتز کلروفیل، افزایش تنفس و تولید اتیلن شده و سبب فعال‌سازی آنزیم‌های مسیر کاتابولیسم کلروفیل (کلروفیلاز، پراکسیداز و لیپواکسیژناز) و متعاقب آن تجزیه کلروفیل و زرد شدن گیاه می‌شود (Xiao et al., 2008). از عوامل دیگر کاهش محتوای کلروفیل در هنگام مواجهه با خشکی، افزایش تجمع گونه‌های اکسیژن فعال در گیاهان است و افزایش سطح این گونه‌ها در کلروپلاست باعث آسیب‌های گوناگونی مانند پراکسیداسیون لیپیدها و تخریب کلروفیل می‌شود (Ishikawa et al., 2010)؛ اما در نسبت کلروفیل a به b در این گیاه تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (جداول ۱ و ۳). لاولر و کورنیک (Lawlor and Cornic, 2002) بیان کردند در گیاهان مقاوم به خشکی، کمپلکس کلروفیل، پروتئین و لیپید آن پایدارتر بوده و نسبت کلروفیل a به b تغییر نمی‌کند.

اثر خشکی بر میزان کاروتنوئیدها در سطح یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱) و بیشترین میزان آن در شرایط تنش شدید کل دوره مشاهده شد (جدول ۳) و این در حالی است که با تیمار تنش ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید در مرحله زایشی و تیمار تنش شدید در مرحله رویشی و تنش ملایم در مرحله زایشی تفاوت معنی‌داری نداشت (جدول ۳). در مطالعه‌ی معصومی (Masumi, 2011) نیز تنش خشکی باعث افزایش میزان کاروتنوئید در کوشیا شد. کاروتنوئیدها دو وظیفه اصلی در فتوسنتز تحت شرایط تنش خشکی دارند. یکی محافظت از کلروپلاست در مقابل خطرات اکسیداتیو نوری به‌عنوان رنگ‌دانه کمکی و دیگری نقش حفاظتی در مقابل تنش اکسیداتیو القاء شده که در سمیت زدایی از کلروفیل و کاهش اثرات سمی رادیکال‌های آزاد به‌عنوان آنتی‌اکسیدان غیر آنزیمی مؤثرند (Sanitata, and Gabbriella, 1999). اثر تنش خشکی بر مجموع رنگ‌دانه کل در سطح یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). بیشترین و کمترین میزان آن به ترتیب در شاهد و تیمار تنش شدید کل دوره مشاهده شد و بین تیمار شاهد و تیمارهای تنش ملایم و شدید در مرحله رویشی تفاوتی ازنظر آماری وجود نداشت (جدول ۳).

جدول ۱. میانگین مربعات اثر خشکی بر رنگیزه‌های فتوسنتزی کوشیا

Table 1. Mean Squares of the effect of the drought on photosynthetic pigments of Kochia

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	کلروفیل a Chlorophyll a	کلروفیل b Chlorophyll b	نسبت کلروفیل a/b Chlorophyll a /Chlorophyll b
Drought	**خشکی**	8	0.118^{**}	0.067^{**}	0.002^{ns}
Error	**خطا**	18	0.001	0.002	0.004
Total	**کل**	26			
C.V. (٪)	**ضریب تغییرات**		*2.17*	*4.39*	*5.76*

Table 1. Continued

جدول ۱. ادامه

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	کاروتنوئید Carotenoid	مجموع رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی Total pigment	قرائت کلروفیل‌متر SPAD
Drought	**خشکی**	8	0.013^{**}	0.216^{**}	85.20^{**}
Error	**خطا**	18	0.001	0.002	0.95
Total	**کل**	26			
C.V. (٪)	**ضریب تغییرات**		9.12	2.21	8.2

^{ns} و ** به ترتیب نشانگر عدم معنی‌داری و معنی‌داری اثر عامل آزمایشی در سطح احتمال ۱ درصد است.

^{ns} and ** are no-Significant, Significant at the 0.01 level of probability, respectively.

جدول ۲. میانگین مربعات اثر خشکی بر هدایت روزنه‌ای، تعرق، دی‌اکسیدکربن زیر روزنه، شاخص‌های فلورسانس کلروفیل، سرعت فتوسنتز، زیست‌توده و کارایی مصرف آب فتوسنتزی کوشیا

Table 2. Mean squares of the effect of the drought on stomatal conductance, transpiration rate, CO_2 sub-stomatal, chlorophyll florescence indices, photosynthetic rate, biomass and PWUE of Kochia

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	تعرق transpiration rate	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance	دی‌اکسید کربن زیر روزنه Co_2 sub-stomatal	شاخص‌های فلورسانس کلروفیل Chlorophyll florescence index	
						Fo	Fm
Drought	**خشکی**	8	0.00012^{ns}	0.000008^{ns}	5.20^{ns}	2105.002 **	2283.52 **
Error	**خطا**	18	0.00008	0.00001	14.37	21.08	21.43
Total	**کل**	26					
C.V. (٪)	**ضریب تغییرات**		*4.90*	*9.42*	*3.2*	*1.86*	*2.34*

Table 2. Continued

جدول ۲. ادامه

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	شاخص‌های فلورسانس کلروفیل Chlorophyll florescence index		سرعت فتوسنتزی Photosynthetic rate	زیست‌توده Biomass	کارایی مصرف آب فتوسنتزی PWUE
			Fv	Fv/Fm			
Drought	**خشکی**	8	8581.19**	0.01455**	0.224**	137.66 **	1.18**
Error	**خطا**	18	47.47	0.00004	0.005	3.65	0.04
Total	**کل**	26					
C.V. (٪)	**ضریب تغییرات**		*2.18*	*1.70*	*7.21*	*5.9*	*5.11*

^{ns} و ** به ترتیب نشانگر عدم معنی‌داری و معنی‌داری اثر عامل آزمایشی در سطح احتمال ۱ درصد است.

^{ns} and ** are no-Significant, Significant at the 0.01 level of probability, respectively.

قرائت کلروفیل‌متر

نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که بین تیمارهای خشکی تفاوت معنی‌داری ازلحاظ آماری وجود دارد (جدول ۱). بیشترین میزان قرائت کلروفیل‌متر در تیمار شاهد مشاهده شد و بین این تیمار با تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی تفاوت معنی‌داری وجود نداشت درحالی‌که میزان این صفت در تیمار تنش خشکی شدید در مرحله رویشی ۱۵/۵۱ درصد کمتر از شاهد بود (جدول ۳)، زیرا گیاهان این تیمار نتوانستند پس از رفع تنش شدید خشکی در مرحله رویشی مانند تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی به‌طور کامل رنگیزه‌های کلروفیل خود را بازسازی کنند (جدول ۳)؛ اما با افزایش محدودیت آب در دوره زایشی، قرائت کلروفیل‌متر عدد کوچک‌تری را نشان داد که در این میان تیمار تنش شدید کل دوره با کاهش ۵۳/۴۳ درصد نسبت به شاهد کمترین میزان قرائت را دارا بود (جدول ۳). کافی و همکاران (Kafi et al., 2010b) بیان کردند که افزایش سن گیاه و نیز کاهش مقادیر کلروفیل a و b براثر تخریب آن‌ها به‌واسطه کم‌آبی درنهایت منجر به کاهش فتوسنتز می‌شود.

تبادلات گازی

در پارامترهای تعرق، هدایت روزنه‌ای و میزان دی‌اکسید کربن زیر روزنه تفاوت معنی‌داری حتی در شرایط تنش شدید خشکی مشاهده نشد (جداول ۲ و ۳) که به مقاومت بالای گیاه کوشیا در مقابل کم‌آبی برمی‌گردد. دیگر محققین نیز تغییری در این پارامترها تحت شرایط تنش در کوشیا مشاهده نکردند (Masumi, 2011; Nabati et al., 2015).

فلورسانس کلروفیل

در این آزمایش بین تیمارهای خشکی ازنظر F_o اختلاف معنی‌داری وجود داشت (جدول ۲). کمترین و بیشترین میزان F_o به ترتیب در شاهد و تیمارهایی که در مرحله زایشی تنش شدید را تحمل کرده بودند (تیمار تنش شدید خشکی در مرحله زایشی، تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید خشکی در مرحله زایشی و تیمار تنش شدید خشکی در کل دوره رشد گیاه) مشاهده شد (جدول ۳). بعلاوه در این صفت بین شاهد و تیمار تنش ملایم خشکی در مرحله رویشی به دلیل رفع تنش در مرحله زایشی تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۳). عامل Fo بیانگر مقدار فلورسانس در زمانی است که پذیرنده کوئینون A فتوسیستم II در بالاترین مقدار شرایط اکسیداسیونی قرار دارد (مراکز فتوسیستم II باز هستند) (Mamnuei and Sayed Sharifi, 2011).

عامل F_m بیانگر مقدار فلورسانس در زمانی است که کوئینون A فتوسیستم II در بالاترین مقدار شرایط احیایی قرار دارد (مراکز فتوسیستم II بسته هستند) (Mamnuei and Sayed Sharifi, 2011). بالا بودن این پارامتر بیانگر توان تحمل بیشتر شرایط نامساعد محیطی است. بیشترین کاهش در این پارامتر در تیمارهای تحت تنش خشکی شدید در مرحله زایشی (تیمار تنش شدید خشکی در مرحله زایشی، تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید خشکی در مرحله زایشی و تیمار تنش شدید خشکی در کل دوره رشد گیاه) مشاهده شد و بیشترین میزان آن مربوط به تیمارهای شاهد و تیمار تنش ملایم خشکی در مرحله رویشی بود (جدول ۳).

عامل F_v نشان‌دهنده ظرفیت فتوسیستم II در راه‌اندازی ابتدای مسیر فتوشیمیایی (احیای نوری کوئینون A) است و در بین تیمارهای خشکی اختلاف معنی‌داری وجود داشت (جدول ۲). در شرایط تنش خشکی شدید میزان آن به‌شدت کاهش یافت و در تیمارهای شاهد و تنش ملایم خشکی در مرحله رویشی بیشترین میزان آن مشاهده شد (جدول ۳). نتایج نشان می‌دهد که تحت شرایط محدودیت آبی، اختلاف بین Fo و Fm، یعنی Fv کاهش پیدا می‌کند و این امر به خاطر افزایش Fo و کاهش Fm بوده است.

میزان Fv/Fm با تنش خشکی کاهش معنی‌داری داشت (جداول ۲ و ۳). بیشترین و کمترین میزان این پارامتر به ترتیب در تیمار شاهد و تیمارهای تنش شدید خشکی در مرحله زایشی (تیمار تنش شدید خشکی در مرحله زایشی، تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید خشکی در مرحله زایشی و تیمار تنش شدید خشکی در کل دوره رشد گیاه) مشاهده شد و بین تیمار شاهد با تیمار تنش ملایم خشکی در مرحله رویشی تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۳). در مطالعه معصومی (Masumi, 2011) نیز تنش سنگین خشکی (۳۰ درصد ظرفیت زراعی) باعث کاهش این پارامتر (۰/۵۴۰) نسبت به شاهد (۰/۶۶۵) در کوشیا شد. پارامتر Fv/Fm یکی از شاخص‌های مهم در ارزیابی تنش محسوب شود و تخمینی از حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در یک شدت نور مشخص است که به‌طورکلی اطلاعاتی در مورد نسبت نور جذب شده توسط کلروفیل در

جدول ۳. مقایسه میانگین اثر خشکی بر برخی صفات فتوسنتزی اندازه‌گیری شده در کوشیا*

Table 3. Mean comparison of the effects of drought stress on some photosynthesis traits in kochia plant

صفات Traits	شاهد control (no stress)	تنش ملایم در مرحله رویشی moderate stress during vegetative stage	تنش شدید در مرحله رویشی Serious stress during vegetative stage	تنش ملایم در مرحله زایشی moderate stress during reproductive stage	تنش شدید در مرحله زایشی serious stress during Reproductive stage	تنش ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید در مرحله زایشی moderate stress during vegetative + serious stress during Reproductive	تنش شدید در مرحله رویشی و تنش ملایم در مرحله زایشی serious stress during vegetative + moderate stress during Reproductive	تنش ملایم کل دوره رشد moderate stress during total growth period	تنش شدید کل دوره رشد serious stress during total growth period
کلروفیل a Chlorophyll a (mg/gfw)	0.383 ^{a}	0.381 ^{a}	0.372 ^{b}	0.360 ^{c}	0.310 ^{e}	0.303 ^{f}	0.357 ^{c}	0.350 ^{d}	0.288 ^{g}
کلروفیل b Chlorophyll b (mg/gfw)	0.142 ^{a}	0.143 ^{a}	0.138 ^{bc}	0.136 ^{cd}	0.122 ^{f}	0.119 ^{g}	0.135 ^{de}	0.133 ^{e}	0.113 ^{h}
نسبت کلروفیل a به b Chlorophyll a/b	2.69 ^{a}	2.66 ^{a}	2.69 ^{a}	2.64 ^{a}	2.54 ^{a}	2.54 ^{a}	2.64 ^{a}	2.63 ^{a}	2.54 ^{a}
کاروتنوئید Carotenoid (mg/gfw)	0.080 ^{e}	0.084 ^{de}	0.093 ^{bc}	0.079 ^{e}	0.088 ^{cd}	0.099 ^{ab}	0.098 ^{ab}	0.084 ^{de}	0.102 ^{a}
رنگ‌دانه کل Total pigment (mg/gfw)	0.605 ^{a}	0.608 ^{a}	0.603 ^{ab}	0.575 ^{d}	0.520 ^{e}	0.521 ^{e}	0.590 ^{c}	0.567 ^{d}	0.503 ^{f}
قرائت کلروفیل‌متر SPAD	28.56 ^{a}	27.33 ^{a}	24.13 ^{b}	20.20 ^{c}	16.20 ^{de}	15.46 ^{e}	20.66 ^{c}	17.16 ^{d}	13.30 ^{f}
تعرق Transpiration rate (mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$)	0.43 ^{a}	0.43 ^{a}	0.43 ^{a}	0.45 ^{a}	0.44 ^{a}	0.43 ^{a}	0.44 ^{a}	0.44 ^{a}	0.44 ^{a}
هدایت‌روزنه‌ای Stomatal conductance (mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$)	0.059 ^{a}	0.060 ^{a}	0.058 ^{a}	0.057 ^{a}	0.062 ^{a}	0.060 ^{a}	0.059 ^{a}	0.057 ^{a}	0.059 ^{a}
CO_2 زیر روزنه CO_2 sub stomatal (ppm)	362 ^{a}	363 ^{a}	360 ^{a}	362 ^{a}	366 ^{a}	362 ^{a}	363 ^{a}	365 ^{a}	364 ^{a}
فلورسانس مبدأ FO	215.61^{d}	217.73 ^{d}	224.14 ^{c}	228.33 ^{c}	278.57 ^{a}	277.78 ^{a}	240.65 ^{b}	236.43 ^{b}	284.64 ^{a}
فلورسانس حداکثر Fm	592.45 ^{a}	589.71 ^{ab}	583.40 ^{b}	573.44 ^{c}	533.81 ^{e}	528.31 ^{e}	552.05 ^{d}	573.78 ^{c}	529.67 ^{e}
فلورسانس متغیر Fv	376.84 ^{a}	371.97 ^{a}	359.25 ^{b}	345.11 ^{c}	255.24 ^{e}	250.62 ^{e}	311.40 ^{d}	337.35 c	245.03 ef
Fv/Fm	0.63 ^{a}	0.63 ^{a}	0.61 ^{b}	0.60 ^{bc}	0.47 ^{e}	0.47 ^{e}	0.56 ^{d}	0.58 ^{c}	0.46 ^{e}
سرعت فتوسنتزی Photosynthetic rate ($\mu molCO_2.m^{-2}s^{-1}$)	2.20 ^{a}	2.16 ^{a}	2.01 ^{bc}	2.09 ^{b}	1.43 ^{f}	1.41 ^{f}	1.72 ^{e}	1.84 ^{cd}	1.89 ^{cd}
زیست‌توده Biomass (gr in plant)	42.93 ^{a}	36.75 ^{b}	27.09 ^{de}	37.29 ^{b}	32.80 ^{c}	29.72 ^{d}	25.76 ^{e}	34.69 ^{bc}	21 ^{f}
کارایی مصرف آب فتوسنتزی PWUE ($\mu molCO_2/mmolH_2O$)	5.11 ^{a}	5.02 ^{a}	4.67 ^{bc}	4.64 ^{bc}	3.25 ^{e}	3.27 ^{e}	3.91 ^{d}	4.18 ^{d}	4.29 ^{cd}

* در هر ردیف میانگین‌هایی که دارای حداقل یک حرف مشترک هستند بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌داری ندارد.

Means in each column followed by similar letter(s) are not significantly different a 5% probability level, using LSD test.

فتوسیستم II می‌دهد که در فرآیندهای فتوشیمیایی کاربرد دارد و نیز بیانگر ظرفیت انتقال الکترون در فتوسیستم II است (Nabati et al., 2011; Lepedus et al., 2012). چنانچه گیاهان در شرایط تنش خشکی، شوری، گرما و تشعشع زیاد قرار گیرند، مقدار این پارامتر کمتر خواهد شد (Zhao et al., 2007) که این کاهش مربوط به کاهش در سرعت انتقال الکترون و افزایش شدید انرژی برانگیختگی غیر تشعشعی است و منجر به آزادسازی انرژی به‌صورت حرارتی می‌شود (Mamnuei and Sayed Sharifi, 2011) که یکی از فاکتورهای اصلی مسئول برای کاهش تدریجی در سرعت فتوسنتز است (Paknejad et al., 2007). روند کاهشی این فاکتور مربوط به افزایش عامل Fm است که با عملکرد کوانتوم فتوسنتز خالص همبستگی بالایی دارد. همبستگی مثبت و معنی‌دار بین حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و کلروفیل a و b مشاهده شد (r=۰/۹۶** و جدول ۴)؛ بنابراین این پارامتر به‌طور مستقیم به فعالیت کلروفیل در مراکز واکنش فتوسیستم‌ها ارتباط دارد و وجود هرگونه آشفتگی، مانند تغییر در میزان کلروفیل a و b، منجر به کاهش حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II می‌گردد.

فتوسنتز

بر اساس نتایج تجزیه واریانس، میزان فتوسنتز در برگ پس از اعمال تیمارهای آبیاری در سطح یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). بیشترین میزان این صفت در تیمار شاهد مشاهده شد و بین این تیمار با تیمار تنش ملایم خشکی در مرحله رویشی تفاوتی مشاهده نشد (جدول ۳). با توجه به این‌که اندازه‌گیری فتوسنتز در زمان گلدهی انجام شد، بنابراین تیمار تنش ملایم خشکی در مرحله رویشی که در مرحله رشد زایشی در شرایط مطلوب رطوبتی قرارگرفته بود قادر به بازیابی کامل سیستم فتوسنتزی خود شد و به حداکثر توان فتوسنتزی خود دست‌یافت درحالی‌که تیمار تنش شدید خشکی در مرحله رشد رویشی باوجود قرارگیری در شرایط مطلوب آبی در زمان رشد زایشی به دلیل آسیب جدی دستگاه فتوسنتزی و تخریب رنگیزه‌های اصلی فتوسنتزی نتوانست دستگاه فتوسنتزی خود را به‌طور کامل ترمیم و بازسازی کند لذا سرعت فتوسنتز آن نسبت به شاهد حدود ۹ درصد کمتر بود (جدول ۳). کمترین میزان فتوسنتز در تیمار تنش شدید خشکی در مرحله زایشی و تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید خشکی در مرحله زایشی مشاهده شد و این در حالی است که تیمار تنش شدید خشکی در کل دوره رشد گیاه به دلیل سازگاری گیاه در طول زمان میزان فتوسنتز بیشتری را نسبت به این دو تیمار دارا بود و تنها ۱۴ درصد نسبت به شاهد کاهش نشان داد (جدول ۳). در مطالعه معصومی (Masumi, 2011) نیز میزان فتوسنتز تحت شرایط خشکی سنگین در کل دوره رشد گیاه کوشیا نسبت به شاهد ۱۶/۳ درصد کاهش یافت. محدودیت میزان فتوسنتز در اثر خشکی به دلیل کاهش جذب دی‌اکسید کربن، فعالیت آنزیم‌ها، انتقال مواد فتوسنتزی، سطح برگ و افزایش پیری برگ‌ها در بسیاری از مطالعات گزارش شده است (Taiz and Zeiger, 2006).

فعالیت فتوسنتز نتیجه نهایی تمامی صفاتی است که تاکنون در این مقاله مورد ارزیابی قرار گرفته است. همبستگی معنی‌داری بین عوامل روزنه‌ای محدودکننده (تعرق، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسید کربن زیر روزنه) با فتوسنتز مشاهده نشد (جدول ۴) و کوشیا در شرایط تنش و غیر تنش واکنش یکسانی از خود نشان داد و حتی تحت شرایط تنش شدید خشکی نیز قادر به بازنگهداشتن روزنه‌ها و حفظ تداوم جذب دی‌اکسیدکربن بود لذا عوامل روزنه‌ای باعث محدودیت در میزان فتوسنتز نبودند (جدول ۲). برخلاف عوامل روزنه‌ای، عوامل غیرروزنه‌ای (کلروفیل a و b، قرائت کلروفیل‌متر و حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II) با میزان فتوسنتز همبستگی مثبت و معنی‌دار بالایی داشتند و منجر به محدودیت در میزان فتوسنتز شدند (جدول ۴)؛ بنابراین تنش شدید در کوشیا عمدتاً از طریق عوامل غیرروزنه‌ای مانند کاهش میزان و غلظت کلروفیل و افزایش فلورسانس کلروفیل فتوسنتز را کاهش می‌دهد.

زیست‌توده

بین تیمارهای تنش خشکی ازنظر وزن خشک بوته اختلاف معنی‌داری در سطح یک درصد وجود داشت (جدول ۲). بیشترین زیست‌توده در تیمار شاهد و کمترین نیز در تیمار تنش شدید کل دوره با حدود ۴۹/۵ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد مشاهده شد (جدول ۳). با توجه به اینکه میزان فتوسنتز تنش خشکی شدید کل دوره نسبت به تیمار تنش شدید خشکی در مرحله زایشی و تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید خشکی در مرحله زایشی بیشتر بود اما میزان زیست‌توده نهایی آن به دلیل تخصیص بیشتر مواد فتوسنتزی و صرف هزینه مازاد انرژی جهت تولید

ترکیبات محافظ در گیاه نظیر کاروتنوئیدها، اسمولیت‌ها، آنتی اکسیدانتها و غیره به کاهش میزان وزن خشک این تیمار انجامید. در مطالعه دیگر محققین نیز اعمال تنش خشکی شدید، عملکرد این گیاه را نسبت به شاهد به‌شدت کاهش داد (Masumi, 2011; Kafi et al., 2010a). به‌طوری که در مطالعه کافی و همکاران (Kafi et al., 2010a) با اعمال تنش شدید و کاهش ۶۰ درصدی نیاز آبی کوشیا، عملکرد این تیمار نسبت به گیاهان شاهد (۱۰۰ درصد نیاز آبی گیاه) حدود ۵۰ درصد کاهش یافت. تنش ملایم و شدید در مرحله رویشی به ترتیب ۱۴/۳۹ و ۳۶/۸۹ درصد کاهش نسبت به شاهد در میزان زیست‌توده داشتند و این در حالی است که تنش ملایم و شدید در مرحله زایشی به ترتیب ۱۳/۱۳ و ۲۳/۵۹ درصد کاهش نسبت به شاهد در این صفت نشان دادند (جدول ۳). به‌طورکلی کمبود آب در هر دو مرحله رویشی و زایشی موجب دستیابی به زیست‌توده کمتر نسبت به شاهد شد که تنش شدید در مرحله رویشی بیشتر نمود پیدا کرد زیرا گیاه در این مرحله از رشد رویشی و زیست‌توده بیشتری برخوردار است که با ورود به مرحله زایشی این رشد محدود می‌شود و گیاه انرژی دریافتی را بیشتر صرف زایش می‌کند. به‌طورکلی میزان عملکرد زیست‌توده در شاهد، تنش ملایم در مرحله رویشی، تنش شدید در مرحله رویشی، تنش ملایم در مرحله زایشی، تنش شدید در مرحله زایشی، تنش ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید در مرحله زایشی، تنش شدید در مرحله رویشی و تنش ملایم در مرحله زایشی، تنش ملایم در کل دوره رشد و تنش شدید در کل دوره رشد گیاه به ترتیب ۴۲/۹۳، ۳۶/۷۵، ۲۷/۰۹، ۳۷/۲۹، ۳۲/۸۰، ۲۹/۷۲، ۲۵/۷۶، ۳۴/۶۹ و ۲۱ گرم در بوته بود.

کاهش زیست‌توده در شرایط تنش خشکی به‌واسطه محدود شدن فتوسنتز صورت می‌گیرد (Jill et al., 2012; Miyashita et al., 2005) و در این مطالعه نیز بین زیست‌توده و میزان فتوسنتز همبستگی مثبت و معنی‌داری مشاهده شد (جدول ۴). در بین عوامل محدودکننده فتوسنتز (عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای) عوامل غیرروزنه‌ای (رنگیزه‌های فتوسنتزی و شاخص‌های فلورسانس) همبستگی مثبت و معنی‌داری با میزان فتوسنتز و زیست‌توده داشتند. بین زیست‌توده و نسبت کلروفیل a به b، تعرق، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسیدکربن زیر روزنه همبستگی معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۴).

کارایی مصرف آب فتوسنتزی

اثر تنش خشکی بر این صفت در سطح یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). با توجه به اینکه این پارامتر از تقسیم میزان فتوسنتز بر تعرق حاصل می‌شود و داده‌های حاصله از میزان فتوسنتز تفاوت معنی‌داری داشتند اما در میزان تعرق تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد این نتیجه دور از ذهن نبود (جدول ۲). بیشترین کارایی مصرف آب در شرایط شاهد حاصل شد و بین تیمار شاهد و تیمار تنش ملایم در مرحله رویشی تفاوتی مشاهده نشد (جدول ۳). همچنین کمترین میزان این صفت در تیمار تنش شدید خشکی در مرحله زایشی و تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید خشکی در مرحله زایشی مشاهده شد درحالی‌که تیمار تنش شدید کل دوره کارایی مصرف آب بهتری داشت (جدول ۳) که حاکی از سازگاری بالای کوشیا با تنش خشکی در طول زمان است. تایز و زایگر (Taiz and Zeiger, 2006) علت کاهش کارایی مصرف آب تحت شرایط تنش شدید خشکی را پسابیدگی سلول‌های مزوفیل و کاهش میزان فتوسنتز مطرح کردند.

نتیجه‌گیری

نتایج نشان داد که عوامل محدودکننده روزنه‌ای (تعرق، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسید کربن زیر روزنه) در شرایط تنش و غیر تنش واکنش یکسانی از خود نشان داده و حتی تحت شرایط تنش شدید خشکی نیز این گیاه قادر به بازنگهداشتن روزنه‌ها و حفظ تداوم جذب دی‌اکسیدکربن است. برخلاف عوامل روزنه‌ای که نقش محدودکننده‌ای در فتوسنتز کوشیا نداشتند، عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای (کلروفیل a و b، عدد قرائت کلروفیل‌متر و حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II) با میزان فتوسنتز همبستگی مثبت و معنی‌داری داشتند و کاهش در هر یک از این عوامل به کاهش در میزان فتوسنتز منجر شد. بیشترین میزان توده در تیمار شاهد و کمترین نیز در تیمار تنش خشکی شدید کل دوره مشاهده شد. با توجه به اینکه میزان فتوسنتز تنش خشکی شدید کل دوره نسبت به تیمار تنش شدید خشکی در مرحله زایشی و تیمار تنش خشکی ملایم در مرحله رویشی و تنش شدید خشکی در مرحله زایشی بیشتر بود اما میزان زیست‌توده نهایی آن به دلیل تخصیص بیشتر مواد فتوسنتزی جهت تولید ترکیبات محافظ در گیاه نظیر کاروتنوئیدها، اسمولیت‌ها و غیره به کاهش میزان وزن خشک این تیمار انجامید

جدول۴. ضرایب همبستگی بین صفات فتوسنتزی اندازه‌گیری شده در کوشیا

Table 4.Correlation coefficients among photosynthesis traits measured for Kochia plant

	ویژگی‌ها	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	Chlorophyll a کلروفیل	1															
2	Chlorophyll b کلروفیل	0.99**	1														
3	نسبت کلروفیل a به Chlorophyll a/b	0.08^{ns}	-0.03^{ns}	1													
4	Carotenoid کاروتنوئید	-0.63**	-0.65**	0.09^{ns}	1												
5	Total pigment رنگدانه کل	0.98**	0.97**	0.08^{ns}	-0.49**	1											
6	SPAD قرائت کلروفیل‌متر	0.88**	0.87**	0.09^{ns}	-0.54**	0.87**	1										
7	Transpiration rate تعرق	-0.30^{ns}	-0.32^{ns}	0.09^{ns}	0.05^{ns}	-0.33^{ns}	-0.30^{ns}	1									
8	Stomatal conductance هدایت‌روزنه‌ای	-0.21^{ns}	-0.19^{ns}	-0.16^{ns}	0.19^{ns}	-0.19^{ns}	-0.04^{ns}	-0.13^{ns}	1								
9	Co_2 sub-stomatal دی‌اکسیدکربن زیر روزنه	-0.11^{ns}	-0.10^{ns}	-0.11^{ns}	0.01^{ns}	-0.12^{ns}	-0.09^{ns}	0.29^{ns}	0.28^{ns}	1							
10	F_O فلورسانس حداقل	-0.96**	-0.96**	-0.04^{ns}	0.64**	-0.94**	-0.85**	0.20^{ns}	0.28^{ns}	0.08^{ns}	1						
11	F_m فلورسانس حداکثر	0.91**	0.91**	0.01^{ns}	-0.68**	0.87**	0.85**	-0.23^{ns}	-0.19^{ns}	-0.04^{ns}	-0.93**	1					
12	F_v فلورسانس متغیر	0.95**	0.95**	0.03^{ns}	-0.67**	0.92**	0.86**	-0.22^{ns}	-0.24^{ns}	-0.06^{ns}	-0.98**	-0.98**	1				
13	حداکثر عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II, F_v/F_m	0.96**	0.96**	0.03^{ns}	-0.66**	0.93**	0.85**	-0.20	-0.26^{ns}	-0.07^{ns}	-0.99**	0.96**	0.99**	1			
14	سرعت فتوسنتزی Photosynthetic rate	0.61**	0.63**	-0.21^{ns}	-0.40*	0.60**	0.57**	-0.02^{ns}	0.35^{ns}	-0.07^{ns}	0.73**	0.77**	0.77**	0.75**	1		
15	Biomass زیست توده	0.60**	0.61**	-0.07^{ns}	-0.80**	0.50**	0.55**	-0.33^{ns}	0.02^{ns}	-0.02^{ns}	-0.56**	0.60**	0.59**	0.57**	0.51**	1	
16	کارآیی مصرف آب فتوسنتزی WUE	0.65**	0.67**	-0.22^{ns}	-0.41*	0.65**	0.61**	0.17^{ns}	- 0.32^{ns}	- 0.11^{ns}	-0.75**	0.80**	0.79**	0.77**	0.98**	0.36^{ns}	1

ns، * و ** به ترتیب نشانگر عدم معنی‌داری و معنی‌داری اثر عامل آزمایشی در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد می‌باشد.

^{ns}, * and ** are no-Significant, Significant at the 0.05 and 0.01 level of probability, respectively

منابع

Arnon, A.N., 1967. Method of extraction of chlorophyll in the plants. Agronomy Journal, 23, 112-121.

Bettaieb, I., Hamrouni-Sellami, I., Bourgou, S., Limam, F., Marzouk, B., 2011. Drought effects on polyphenol composition and antioxidant activities in aerial parts of *Salvia officinalis* L. Acta Physiology Plantarum. 33, 1103–1111.

Chaves, M.M., Flexas, J., Pinheiro, C., 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany. 103, 551-560.

Efeoglu, B., Ekmekci, Y., Cicek, N., 2009. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. South African Journal of Botany. 75, 34-42.

Fayez, K.A., Bazaid, S.A., 2013. Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences. 13, 45–55.

Flexas, J., Medrano, H., 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3- plants: Stomatal and non-stomatal limitation revisited. Annals of Botany. 183, 183-189.

Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., Sharkey, T.D., 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C_3 plants. Plant Biology. 6, 1-11.

Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Galmes, J., Kaldenhoff, R., Medrano, H., Ribas-Carbo, M., 2007. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO_2 concentration around leaves. Plant, Cell and Environment. 30, 1284-1298.

Ishikawa, T., Takahara, K., Hirabayashi, T., Matsumura, H., Fujisawa, S., Terauchi, R., Uchimiya, H., Kawai-Yamada, M., 2010. Metabolome analysis of response to oxidative stress in rice suspension cells overexpressing cell death suppressor Bax inhibitor-1. Plant Cell Physiology. 51, 9–20.

Jami Al-Ahmadi, M., Kafi, M., 2008. Kochia (*Kochia Scoparia* L.): to be or not to be. In: Crop and forage production using saline waters (Eds.): M. Kafi & M.A. Khan. Daya Publishers, India, pp. 119-162.

Jill, E.C., Ciro, S., Mateo, V., 2012. Dissecting maize productivity, ideotypes associated with grain yield under drought stress and well-watered conditions. Journal of Integrative Plant Biology. 54(12), 1007–1020.

Kafi, M. Asadi, H., Ganjeali, A., 2010a. Possible utilization of high-salinity waters and application of low amounts of water for production of the halophyte *Kochia scoparia* as alternative fodder in saline agroecosystems. Agricultural Water Management. 97 (1), 139–147.

Kafi, M., Borzuei, A., Salehi, M., Kamandi, A., Masumi, A., Nabati, J., 2010b. Physiology of Environmental Stresses in Plants. Publications of University of Mashhad. 502 p [In Persian].

Kauser, R., Athar, H.R., Ashraf, M., 2006. Chlorophyll fluorescence: A potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in canola (*Brassica napus* L.). Pakistan Journal of Botany. 38, 1501-1509.

Kirkham, M.B. 2005. Principles of soil and plant water relations. Elsevier Academic Press. 500p.

Lawlor, D.W., Cornic, G., 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant, Cell and Environment. 25, 275-294.

Lepedus, H., Brkic, I., Cesar, V., Jurkovic, V., Antunovic, J., Jambrovic, A., Brkic, J., Simic, D., 2012. Chlorophyll fluorescence analysis of photosynthetic performance in seven maize inbred lines under water-limited conditions. Periodicum Biologorum. 114 (1), 73–76.

Lieth, H., Lohmann, M., 2000. Cash crop halophytes for future halophyte growers. Institute of Environmental Systems Research, University of Osnabrück.

Mamnuei, A., Sayed Sharifi, R., 2011. Effects of water deficit on chlorophyll fluorescence indices and proline in six barley genotypes and its relation with canopy temperature and yield. Plant Biology. 2(5), 51-62. [In Persian with English Summary].

Masumi, A., 2011. The effect of drought stress on native populations Kochia (*Kochia scoparia L.*) morpho-physiological parameters in field conditions and greenhouse. PhD thesis of Agriculture, Faculty of Agriculture, Ferdowsi university of Mashhad. [In Persian with English Summary].

Miyashita, K., Tanakamaru, S., Maitaniand, T., Kimura, K., 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. Environmental and Experimental Botany. 53(2), 205-214.

Nabati, J., Kafi, M., Khaninejad, S., Masumi, A., Zare mehrjerdi, M., Keshmiri, A., 2015a. Evaluate the effect of salinity on some photosynthetic characteristics five kochia populations (*Kochia scoparia* Schrad (L.)). Journal Crop Production, 8(2), 77-95. [In Persian with English Summary].

Nabati, J., Kafi, M., Nezami, A., Rezvanimoghaddm, P., Masoumi, A., Zaremehrjerdi, M., 2011b. Effect of salinity on biomass production and activities of some key enzymatic antioxidants in Kochia (*Kochia scoparia*). Pakistan Journal of Botany. 43(1), 539-548.

Netondo, G.W., Onyango, J.C., Beck, E., 2004. Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. Crop Science. 44, 806-811.

Oliviera-Neto, C.F., Silva-Lobato, A.K., Goncalves-Vidigal, M.C., Costa, R. C.L., Santos.Filho, B.G., Alves, G.A.R., Silva-Maia, W.J.M., Cruz, F.J.R., Neres, H.K.B., Santos Lopes, M.J., 2009. Carbon compounds and chlorophyll contents in sorghum submitted to water deficit during three growth stages. Science and Technology. 7, 588-593

Paknejad, F., Nasri, M., Tohidi Moghadam, H.R., Zahedi, H., Jami Al-Ahmadi, M., 2007. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. Journal of Biological Sciences. 7(6), 841-847.

Pessarkli, M., 1999. Hand Book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekkor Inc.

Sanitata, L., Gabbriella, R., 1999. Response to Cd in higher plants-Review. Environmental and Experimental Botany. 45, 105-130.

Souza, R.P., Machadoa, E.C., Silva, J.A.B., Lagoa, A.M.M.A., Silveira, J.A.G., 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. Environmental and Experimental Botany. 51, 45-56.

Taiz, L., Zeiger, E., 2006. Plant Physiology. Fourth Edition. Sinauer Associates, Inc. 764 p.

Xiao, X., Xu, X., Yang, F., 2008. Adaptive responses to progressive drought stress in two *Populus cothayana* populations. Silva Fennica. 42, 705-719.

Zhao, G. Q., Ma, B.L., Ren, C. Z., 2007. Growth, Gas Exchange, chlorophyll fluorescence, and ion content of naked oat in response to salinity. Crop Science. 41, 123-131.