

تأثیر تنش آبی و تابش فعال فتوسنتزی بر سرعت فتوسنتز گندم

*سیدمحمدجعفر ناظم‌السادات^۱ و سید عبدالرضا کاظمینی^۲

^۱دانشیار بخش مهندسی آب دانشگاه شیراز، استادیار بخش زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه شیراز

تاریخ دریافت: ۸۵/۳/۲۴؛ تاریخ پذیرش: ۸۶/۸/۹

چکیده

به منظور بررسی تأثیر تنش آبی و تابش فعال فتوسنتزی بر سرعت فتوسنتز گیاه گندم یک آزمایش مزرعه‌ای در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با هفت تیمار آبیاری و ۴ تکرار در مرکز تحقیقات کشاورزی کوشک دانشگاه شیراز به اجراء در آمد. نتایج حاصله بیانگر آن است که گرچه سرعت فتوسنتز در تیمارهای تنش آبی کاهش می‌یابد، اما بیشترین نرخ کاهش مربوط به تیمارهایی است که تنش آبی بر روی آنها در مرحله رشد زایشی و نه رشد رویشی اعمال شده است. در زمان‌هایی که از دیدگاه تأمین آب محدودیت وجود دارد و نمی‌توان در هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی آب را تأمین نمود، بهتر است تأمین آب به گونه‌ای انجام شود که گیاه در مرحله رشد زایشی به‌خصوص در زمان پر شدن دانه باشد. به جز تیمار دیم در سایر تیمارها، با تنش شدید آبی، مقدار دی‌اکسیدکربن زیر روزه‌ای کاهش یافت. اگرچه در تیمار دیم مقدار دی‌اکسیدکربن زیر روزه‌ای بیشتر از سایر تیمارها بود، اما سرعت فتوسنتز و هدایت روزه‌ای برای این تیمار بسیار کمتر از سایر تیمارها مشاهده گردید. به عبارت دیگر، در تیمار دیم و به هنگام تشدید تنش آبی به علت عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای، از دی‌اکسیدکربن تجمع یافته زیر روزه‌ای به‌طور مؤثر در فرایند فتوسنتز استفاده نشده است. بیشینه سرعت فتوسنتز بین ساعت ۹/۳۰ (ساعت ۶ گرینویچ) در تیمار دیم تا ۱۳/۳۰ (ساعت ۹ گرینویچ) در تیمار خوب آبیاری شده در نوسان بود. اگرچه در تیمارهای تحت تنش، بیشینه سرعت فتوسنتز در زمانی اتفاق افتاد که مقدار تابش فعال فتوسنتزی خیلی کمتر از بیشینه روزه بود، اما در تیمارهای خوب آبیاری شده در اواخر دوره رشد بیشینه سرعت فتوسنتز و نیز بیشینه مقدار تابش فعال فتوسنتزی همزمان اتفاق افتاد.

واژه‌های کلیدی: تنش آبی، فتوسنتز، گندم، هدایت روزه‌ای، دی‌اکسیدکربن و تابش فعال فتوسنتزی.

مقدمه

بخصوص مراحل تولید خوشه و دانه این گیاه با شرایط بارندگی کم و تبخیر و تعرق زیاد همراه می‌باشد، در نتیجه، گیاه با تنش خشکی مواجه می‌شود. تنش خشکی از طریق کاهش سطح برگ و به تبع آن کم شدن فعالیت‌های فتوسنتزی منجر به کاهش عملکرد می‌شود (چن و

گندم یکی از مهمترین غلاتی می‌باشد که در تأمین انرژی و امنیت غذایی در سطح جهان نقش بسزایی دارد. با توجه به اینکه در بسیاری از نقاط ایران، فصل رشد

همکاران، ۱۹۹۳). شدت تنش آبی ایجاد شده در گیاهان و میزان کاهش محصول ناشی از آن توسط سه عامل مهم شامل شدت کمبود آب، مدت زمان تنش و مرحله‌ای از رشد گیاه که با تنش آبی همزمان می‌شود، تعیین می‌گردد (لالر و کورنیک، ۲۰۰۲). در آزمایش صدیق و همکاران (۱۹۹۹) هدایت روزنه‌ای با افزایش سن برگ کاهش، ولی مقاومت روزنه‌ای افزایش یافت، در آن آزمایش رابطه ضعیفی $r^2 = 0.39$ بین فتوستتزر و هدایت روزنه‌ای وجود داشت که نشان می‌دهد کاهش فتوستتزر در شرایط تنش خشکی بیشتر تابع عامل‌های غیرروزنه‌ای می‌باشد تا بسته شدن روزنه‌ها. افراط و هسکت (۱۹۹۱) نشان دادند کاهش عملکرد ناشی از خشکی به‌طور غیرمستقیم ناشی از کاهش رشد برگ و تولیدات فتوستتزی می‌باشد.

واکنش گیاه نسبت به تنش آبی پیچیده است و ارزیابی اثرخالص تنش خشکی و خسارات ناشی از آن پیچیده می‌گردد (بلوم، ۱۹۹۶). گیاهان به روش‌های مختلفی از تنش اجتناب می‌نمایند. برخی از آنان که قدرت ذخیره-سازی رطوبت بالایی دارند به هنگام مواجهه با کمبود آب روزنه‌های خود را زود می‌بندند. گروه دیگری از گیاهان طریق روش‌های مختلف مثل توسعه سیستم ریشه‌ای، افزایش پتانسیل اسمزی به فعالیت فتوستتزر خود ادامه می‌دهند که این گروه به‌عنوان گیاهان خرج‌کننده آب^۱ شناخته می‌شوند (سرمدنیا، ۱۹۹۳). ویژگی‌هایی که تحت تأثیر تنش آبی قرار می‌گیرند به-طور عمده شامل فتوستتزر خالص، وضعیت آب برگ و راندمان استفاده از آب، دمای سایه‌انداز پوشش گیاهی، سرعت از دست رفتن آب از برگ بریده شده و پتانسیل اسمزی می‌باشند (داندا وستی، ۱۹۹۸). تأثیر تنش آبی معمولاً به‌صورت کاهش رشد و فتوستتزر دیده می‌شود و با متابولیسم کربن و نیتروژن در ارتباط است (کورنیک و ماساسی، ۱۹۹۶). هنگامی که بوته‌های گندم در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرند، کاهش چشمگیری در سرعت

فتوستتزر (دانکو و همکاران، ۲۰۰۱)، هدایت روزنه‌ای و افزایش در غلظت دی‌اکسید کربن بین سلول اتفاق می‌افتد (صدیق و همکاران، ۱۹۹۹). عوامل محدودکننده فتوستتزر شامل دو نوع روزنه‌ای و یا غیرروزنه‌ای می‌باشند. در زمانی که عامل محدودکننده روزنه‌ای باشد با کاهش آب در سلول‌های برگ روزنه‌ها بسته شده و فعالیت‌های متابولیکی گیاه دچار محدودیت می‌گردد. در این حالت به‌دلیل کاهش هدایت روزنه‌ای، انتشار دی‌اکسیدکربن به فضای بین سلولی کاهش یافته و فعالیت فتوستتزی کم و یا متوقف می‌شود. در مواقعی که عامل محدودکننده غیرروزنه‌ای باشد، به‌دلیل اختلال در واکنش‌های بیوشیمیایی گیاه، غلظت دی‌اکسید کربن زیرروزنه‌ای افزایش می‌یابد (مک کری و ریچاردسون، ۱۹۸۷). کاهش در فتوستتزر به علت تنش خشکی بیشتر ناشی از کاهش هدایت روزنه‌ای می‌باشد (یاردانو و همکاران، ۲۰۰۳). کاک و همکاران (۲۰۰۳) نشان دادند که در گندم دوروم در تیمارهای تنش شدید آبی، افزایش در غلظت دی‌اکسیدکربن زیر روزنه‌ای را می‌توان به کاهش شدید در هدایت مزوفیلی و در نتیجه کاهش ظرفیت فتوستتزی کلروپلاست نسبت داد که در این صورت دی‌اکسید کربن وارد شده به برگ، به خوبی مورد استفاده در فرآیند فتوستتزر قرار نمی‌گیرد.

احمدی و بیکر (۲۰۰۰) به‌منظور تعیین تأثیر هر یک از عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای بر فعالیت فتوستتزی گیاهان تحت تنش آبی نشان دادند که تنش ملایم خشکی، فتوستتزر را بیشتر از طریق عوامل قابل برگشت روزنه‌ای کاهش می‌دهد. در شرایط شدیدتر تنش یا در تنش‌های طولانی، عوامل غیرروزنه‌ای نیز مزید بر علت شده و اثرات نامطلوب تنش عموماً غیرقابل برگشت می‌گردد. سی سه مرده و همکاران (۲۰۰۳) به‌منظور شناسایی فاکتورهای موثر در مقاومت به تنش خشکی و تغییرات عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای محدودکننده فتوستتزر در ارقام مختلف نشان دادند که در شرایط تنش خشکی

۴- ارزیابی بر همکنش شار فوتون‌های فعال فتوستتزی و تنش رطوبتی بر سرعت فتوستتز.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی تأثیر تنش آبی و تابش فعال فتوستتزی بر سرعت فتوستتز گندم آزمایشی در مرکز تحقیقات دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز واقع در کوشک با طول جغرافیایی ۵۲:۳۵ درجه، عرض جغرافیایی ۳۰:۴۰ درجه و ارتفاع ۱۶۰۹ متر از سطح دریا در سال ۱۳۸۲ به صورت طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۷ تیمار و ۴ تکرار اجرا شد. بافت خاک از نوع لومی رسی بود. مقدار بذر گندم فلات به مقدار ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار تعیین شد که به وسیله بذرپاش در زمین اصلی پخش گردید. کلیه عملیات زراعی شامل شخم، دیسک، لولر، مرزبندی، نه‌رکنی و پخش کود سوپر فسفات تریپل (۲۰۰ کیلوگرم در هکتار در هنگام کاشت) به موقع انجام گرفت. برای مبارزه با علف‌های هرز از علفکش گرانستار و تاپیک و برای مقابله با زنگ زرد گندم از سم آلتو استفاده شد. نام و ویژگی‌های تیمارهای آبیاری در جدول ۱ ارائه شده است. اعمال تیمارهای آبیاری از اوایل اردیبهشت سال ۱۳۸۳ و یک هفته بعد از قطع بارندگی‌های بهاره آغاز گردید.

به دلیل کاهش ظرفیت فتوستتزی، دی اکسید کربن وارد شده به برگ به خوبی استفاده نشده است.

با توجه به کمبود منابع آب و نقش گندم در تأمین امنیت غذایی مردم ایران تعیین توان فتوستتزی این گیاه، در شرایط مختلف تنش خشکی (تنش ملایم، متوسط و شدید) و در مراحل مختلف از رشد رویشی و زایشی (ساقه رفتن، ظهور خوشه، پرشدن دانه) از اهمیت ویژه‌ای در مدیریت زراعی و نیز بهینه‌سازی زمان آبیاری برخوردار است. واکنش متقابل بین فتوستتز و شار فوتون‌های فعال فتوستتزی که از عوامل مهم انجام فعالیت‌های متابولیکی گیاه است مورد توجه این تحقیق بوده است. علاوه بر این، توانایی گندم در استفاده از تابش فعال فتوستتزی (PAR) در تحت شرایط مختلف آبیاری نیز مورد ارزیابی قرار گرفت. با توجه به آنکه در تحقیقات قبلی این نکات کمتر مورد توجه قرار گرفت پژوهش حاضر برای نیل به اهداف زیر برنامه‌ریزی گردید:

- ۱- بررسی سرعت فتوستتز و هدایت روزه‌ای گندم در سطوح مختلف تنش آبی.
- ۲- ارائه توصیه‌هایی به منظور بهینه‌سازی آبیاری در شرایط کم آبی و تأثیر آن بر فعالیت فتوستتزی گندم.
- ۳- ارزیابی تغییرات سرعت فتوستتز با پیشروی در رسیدگی گیاهان در تیمارهای تنش آبی.

جدول ۱- تیمارهای آزمایشی.

علامت اختصاری	نام تیمار	دفعات آبیاری
T ₀	شاهد	آبیاری از ابتدای کاشت تا زمان برداشت
T ₁	تنش متوسط	یک نوبت آبیاری در مرحله ساقه رفتن
T ₂	تنش متوسط	یک نوبت آبیاری در مرحله ظهور خوشه
T ₃	تنش متوسط	یک نوبت آبیاری در مرحله پرشدن دانه
T ₄	تنش ملایم	دو نوبت آبیاری در مراحل ساقه رفتن و پر شدن دانه
T ₅	تنش ملایم	دو نوبت آبیاری در مراحل ظهور خوشه و پر شدن دانه
T ₆	تنش شدید (دیم)	تامین آب توسط نزولات آسمانی*

* مقدار کل بارندگی ماهیانه در طول فصل رشد به ترتیب در ماه‌های آذر، دی، بهمن، اسفند و فروردین برابر با ۹۱، ۲۶۵، ۲۹، ۲۲/۵ و ۵۰ میلی‌متر بود.

بیشترین مقدار خود برسد ادامه داشت. پس از جمع‌آوری داده‌ها با کمک برنامه آماری Mstac-Excel داده‌ها مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت.

نتایج و بحث

سرعت فتوستت: در جدول ۲ مقادیر سرعت فتوستت، هدایت روزنه‌ای و تعرق برای تیمارهای مختلف آبی نشان داده شده است. نتایج ارائه شده در این جدول نشانگر آن است که در مقایسه با تیمار شاهد (T_0)، اعمال تنش رطوبتی در مراحل رشد رویشی (میانگین T_2, T_3, T_5) و زایشی (T_1) به ترتیب باعث کاهش ۲۳ درصد ($11/04$) در مقابل $14/5$) و ۴۳ درصد ($8/2$) در مقابل $14/5$) در سرعت فتوستت شده است. به بیان دیگر، در مقایسه با مرحله رشد رویشی، اعمال تنش رطوبتی در دوران رشد زایشی میزان فتوستت را حدود دو برابر بیشتر کاهش داده است.

با افزایش تعداد آبیاری سرعت فتوستت خالص نیز افزایش می‌یابد. کمینه سرعت فتوستت در تیمار تنش رطوبتی شدید، دیم (T_6) و بیشینه آن فتوستت در تیمار (T_0) خوب آبیاری شده مشاهده گردید. همانطوری که ملاحظه می‌شود در تیمارهایی که آبیاری در یک نوبت و آنهم در هر یک از مراحل ساقه رفتن (T_1)، ظهور خوشه (T_2) و پر شدن دانه (T_3) انجام شده بود، سرعت فتوستت به ترتیب برابر $8/2$ ، $9/2$ و 10 میکرومول بر مترمربع بر ثانیه اندازه‌گیری گردید که این تفاوت معنی‌دار بود. مقایسه این ارقام نشانگر این است که تغییر زمان آبیاری بر روی سرعت فتوستت موثر می‌باشد.

در مقایسه با تیمار دیم (T_6)، تأمین فقط یک آب در زمان ساقه رفتن و یا پر شدن دانه (T_1) و (T_3) سرعت فتوستت را به ترتیب ۴۱ درصد ($5/8$) در مقابل $8/20$) و ۷۳ درصد ($5/80$) در مقابل $10/03$) به‌طور معنی‌داری افزایش داد. در مقایسه با تیمار (T_1) اگر آبیاری در مرحله پر شدن دانه انجام شود سرعت فتوستت ۲۲ درصد افزایش می‌یابد. نتایج حاصله بیانگر آن است که چنانچه در نظر

آبیاری‌ها براساس تأمین رطوبت عمق ریشه تا حد ظرفیت مزرعه‌ای اعمال گردید. برای نیل به این هدف قبل از هر آبیاری با کمک آگر چند نمونه خاک از ناحیه عمق توسعه ریشه (۰ تا ۳۰ سانتی‌متر)، برداشت گردید. نمونه‌های خاک پس از توزین اولیه به مدت ۲۴ ساعت، داخل آون تحت دمای ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفت و پس از خشک شدن دوباره وزن شد. بدین ترتیب امکان تعیین درصد وزنی رطوبت خاک قبل از آبیاری تعیین شد. با توجه به اطلاع قبلی از چگالی خاک، رطوبت وزنی به رطوبت حجمی تبدیل گردید که با کم کردن ظرفیت مزرعه‌ای از رطوبت حجمی و ضرب کردن آن در عمق ریشه، عمق خالص آب آبیاری و نیز حجم آن مشخص شد. عمل آبیاری با کمک سیفون ۲ اینچ صورت گرفت و براساس اختلاف ارتفاع آب در جوی و سطح کرت، مقدار دبی سیفون و ساعت آبیاری مشخص گردید که از ذکر جزئیات آن اجتناب می‌شود. برای به‌دست آوردن مدت زمان لازم برای آبیاری از فرمول زیر استفاده شد:

$$QT=AH \quad (1)$$

Q: دبی هر سیفون بر حسب متر مکعب بر ثانیه، T: زمان لازم بر حسب ثانیه، A: سطح کرت بر حسب مترمربع، H: عمق آب آبیاری (بر حسب متر)

با فرض آنکه حدود ۲۵ درصد حجم آب آبیاری از محیط ریشه خارج می‌شود مدت زمان سیفون‌گذاری در عمل، $1/25$ برابر مدت محاسبه شده اعمال گردید.

ویژگی‌های فیزیولوژیکی گیاه گندم مانند سرعت فتوستت، هدایت روزنه‌ای، تعرق و غلظت دی‌اکسیدکربن بین سلولی در برگ پرچم گیاهان در مرحله ظهور خوشه و پر شدن دانه توسط دستگاه فتوستت متر ساخت کارخانه ADC مدل LCi اندازه‌گیری شدند. برای انجام اندازه‌گیری عوامل یاد شده از هر کرت تعداد ۴ نمونه انتخاب گردید که پس از به تعادل رسیدن غلظت دی‌اکسیدکربن در سیلندر دستگاه (یک دقیقه) داده‌ها قرائت گردیدند. زمان اندازه‌گیری پارامترها از ساعت ۱۰ صبح شروع شد و تا زمانی که تابش فعال فتوستتزی به

باشد فقط یک نوبت آبیاری در طول دوره رشد و نمو گیاه انجام گیرد، آبیاری در زمان پر شدن دانه (T3)، تأثیر بیشتری بر افزایش سرعت فتوسنتز خواهد داشت. این نتایج با نتایج به دست آمده توسط برار و همکاران (۱۹۹۰) هماهنگی دارد. چنانچه محدودیت منابع آب طوری باشد که بتوان تنها دو نوبت آبیاری را به انجام رسانید، تغییر زمان آبیاری از تیمار T4 (آبیاری در مراحل ساقه رفتن و پر شدن دانه) به T5 (آبیاری در مراحل ظهور خوشه و پر شدن دانه) سرعت فتوسنتز خالص را حدود ۲۵ درصد (از ۱۱/۱۰ به ۱۳/۹۰) به طور معنی داری افزایش داد (جدول ۲).

همان طوری که در جدول ۲ مشاهده می شود با کاهش تعداد نوبت آبیاری، به دلیل کمتر شدن هدایت روزنه ای، سرعت تعرق نیز کاهش یافت. به طور کلی در مقایسه با تیمار T0 میزان تعرق با فقط دو نوبت آبیاری (میانگین T4, T5) و یک نوبت آبیاری (میانگین T1, T2, T3) به ترتیب حدود ۱۳ و ۳۱ درصد کاهش نشان داده است.

(جدول ۲). در مقایسه با تیمار T0 با کاهش هر نوبت آبیاری میزان هدایت روزنه ای حدود ۲۵ درصد کاهش نشان داد، به طوری که در دو نوبت آبیاری (میانگین T4 و T5 برابر با ۰/۱۳۵) و یک نوبت آبیاری (میانگین T1, T2 و T3 برابر با ۰/۸۶) هدایت روزنه ای به ترتیب ۲۵ و ۵۲ درصد به طور معنی داری کاهش داشت (جدول ۲). صدیق و همکاران (۱۹۹۹) دریافتند قرار دادن گیاه گندم در معرض تنش خشکی باعث کاهش قابل توجهی در سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه ای می شود و همچنین در شرایط تنش، توسعه و رشد برگ ها کم می شود که این امر کاهش تولید گیاه را در پی دارد. آنها همچنین گزارش کردند که هدایت روزنه ای با تغییر عواملی مانند نور، رطوبت هوا یا خاک، سن برگ و باد تغییر می کند. سی سه مرده و همکاران (۲۰۰۳) ابراز داشتند که تحت شرایط خشکی هدایت روزنه ای کاهش یافت. نتایج حاصله از جدول تجزیه واریانس نشان داد که تیمارها در سطح ۱ درصد اختلاف معنی دار با هم نشان می دهند (جدول ۳).

جدول ۲- مقادیر سرعت فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه ای در تیمارهای مختلف آبیاری (زمان اندازه گیری ۲۵ اردیبهشت ماه مرحله ظهور خوشه).

تیمار	سرعت فتوسنتز (میکرومول CO ₂ بر متر مربع بر ثانیه)	میزان تعرق (میلی مول H ₂ O بر متر مربع بر ثانیه)	هدایت روزنه ای (مول CO ₂ بر متر مربع بر ثانیه)
T ₀	۱۴/۵۰ ^a	۷/۹۵ ^a	۰/۱۸ ^a
T ₁	۸/۲۰ ^c	۴/۴ ^c	۰/۰۷ ^{bc}
T ₂	۹/۲۰ ^{bc}	۶/۱۰ ^b	۰/۰۹ ^b
T ₃	۱۰/۰۳ ^b	۶/۰۵ ^b	۰/۱ ^b
T ₄	۱۱/۱۰ ^b	۵/۹۰ ^b	۰/۱ ^b
T ₅	۱۳/۹۰ ^a	۷/۹۰ ^a	۰/۱۷ ^a
T ₆	۵/۸۰ ^d	۲/۴۰ ^d	۰/۰۴ ^c

تفاوت اعداد دارای حروف مشترک در هر ستون از نظر آماری معنی دار نیست (دانکن ۱ درصد).

جدول ۳- تجزیه واریانس سرعت فتوسنتز گیاه گندم.

منابع تغییر	درجه آزادی	مجموع مربع خطا	میانگین مربع خطا
تکرار	۳	۲/۰۱۱	۰/۶۷۰
فاکتور اول	۱	۲۴۰/۵۳۴	۲۴۰/۵۳۴
خطای اول	۳	۱/۷۰۹	۰/۵۷۰
فاکتور دوم	۶	۳۶۷/۱۹۶	۶۱/۱۹
اثر متقابل دو فاکتور	۶	۴/۸۶۵	۰/۸۱۰
خطای دوم	۳۶	۸۲/۰۰	۲/۲۷
خطای کل	۵۵	۶۹۸/۳۱۵	

رابطه فتوستتز با غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای:

با گذشت زمان از اعمال تیمار تنش آبی، سرعت فتوستتز نیز تغییر می‌کند (جدول ۴). مقایسه ارقام ستون‌های ۲ و ۵ این جدول بیانگر آن است که با گذشت زمان از شروع آبیاری یا به عبارتی پیشروی در زمان رسیدگی گیاهان، سرعت فتوستتز کاهش یافت. بنابراین با افزایش سن گیاه و تکامل دوران زندگی سرعت فتوستتز و فعالیت‌های متابولیکی گیاه رو به کاهش می‌گذارد. مقایسه ارقام این دو ستون نشان‌دهنده آن است که هر چه تنش آبی شدیدتر باشد در تاریخ ۱۵ خرداد سرعت فتوستتز از روند کاهشی شدیدتری برخوردار می‌باشد. به غیر از تیمار T₆ (دیم)، در سایر تیمارها با پیشروی در زمان رسیدگی غلظت دی اکسید کربن بین سلولی نیز کاهش پیدا کرد. به نظر می‌رسد بسته شدن روزنه‌ها عامل اصلی کاهش انتشار دی اکسید کربن به فضای زیر روزنه بوده باشد. در تیمار T₆ (دیم) به‌رغم کاهش هدایت روزنه‌ای غلظت دی اکسید کربن بین سلولی افزایش یافته است. لاولور و کورنیک (۲۰۰۲) دریافتند که برخلاف کاهش هدایت روزنه‌ای، غلظت دی اکسید کربن درون سلولی افزایش پیدا نموده است و دلیل آن تأثیر فاکتورهای متابولیکی در طول استرس بر کاهش کربوکسیلاسیون و کارایی انتشار دی اکسید کربن به داخل کلروپلاست و سلول‌های مزوفیل می‌باشد. به نظر می‌رسد تحت این شرایط عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای نقش

مهمی را در کاهش فتوستتز در حالت تنش شدید رطوبتی ایفا نماید. به عبارتی، دی اکسید کربن موجود در برگ به خوبی در فتوستتز استفاده نشده است (جدول ۴). احمدی و بیکر (۲۰۰۰) نشان دادند که عامل محدودکننده فتوستتز در شرایط تنش ملایم عامل روزنه‌ای بوده است. به‌طورکلی هدایت روزنه‌ای منجر به کاهش غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای شده است. فردریک و همکاران (۱۹۸۹) نشان دادند که مسئول کاهش فتوستتز در شرایط تنش شدید خشکی عوامل غیرروزنه‌ای هستند.

رابطه تابش فعال خورشیدی و سرعت فتوستتز: سرعت فتوستتز ارتباط نزدیکی با تابش فعال فتوستتزی دارد. تحقیقات اخیر ثابت نموده است که در فرایند فتوستتز تعداد این فوتون‌ها و نه انرژی آنها نقش اساسی در انجام فتوستتز ایفا می‌نماید. به‌همین دلیل در فاصله طلوع آفتاب تا حدود نیم ساعت بعد از ظهر شرعی مقدار PAR، که بر حسب تعداد فوتون‌های گسیل شده بیان می‌شود، در حال افزایش است. بعد از این ساعت شدت گسیل فوتون‌های فتوستتزی کاهش یافته و در نتیجه مقدار فتوستتز نیز کاهش خواهد یافت. اندازه‌گیری‌های مزرعه‌ای بیانگر آن بود که در روز ۱۵ خرداد مقدار PAR در فاصله ساعت ۱۰ صبح تا ۱۲/۵ بعد از ظهر از ۱۶۱۹ به ۲۰۵۸ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه افزایش یافته است (جدول ۵).

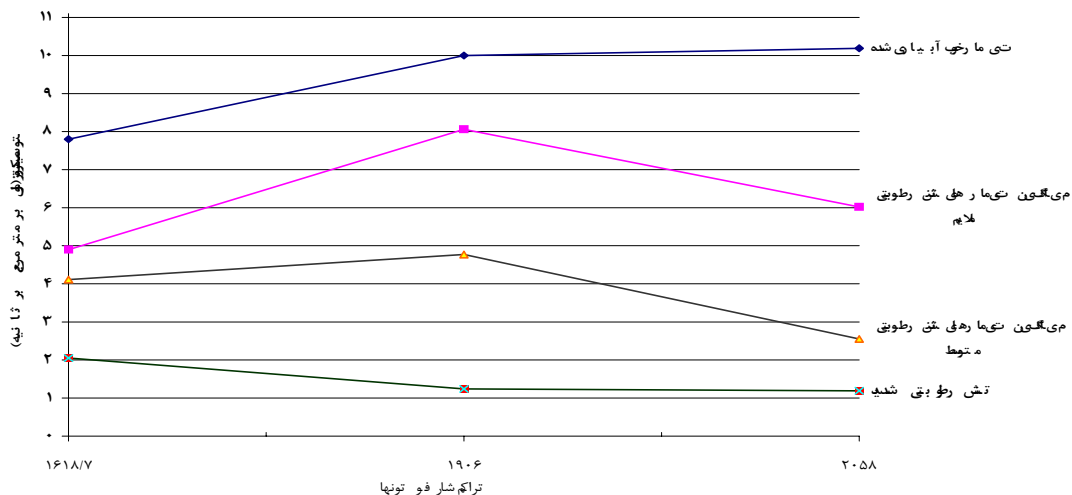
جدول ۴- مقایسه تغییر سرعت فتوستتز خالص (میکرومول بر مترمربع بر ثانیه) و غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای (میکرومول دی اکسید کربن بر مول) در طول دوره رسیدگی گیاه در زمان‌های مختلف آبیاری.

تیمار	۲۵ اردیبهشت (ظهور خوشه)	۱۵ خرداد (پرشدن دانه)	هدایت روزنه‌ای
T ₀	سرعت فتوستتز	غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای (Ci)	(مول بر مترمربع بر ثانیه)
T ₁	۱۴/۵۰ ^a	۱۸۰ ^b	۰/۱۲ ^a
T ₂	۸/۲۰ ^d	۱۰۰ ^d	۰/۰۴ ^{de}
T ₃	۹/۲۰ ^{cd}	۱۱۶ ^d	۰/۰۵ ^{de}
T ₄	۱۰/۰۳ ^{bc}	۱۳۰ ^d	۰/۰۷۱ ^{cd}
T ₅	۱۱/۱۰ ^b	۱۵۵ ^c	۰/۰۸۸ ^{bc}
T ₆	۱۳/۹۰ ^a	۱۶۴ ^b	۰/۱۰ ^b
	۵/۸۰ ^e	۲۰۹ ^a	۰/۰۳ ^e

تفاوت اعداد دارای حروف مشترک در هر ستون از نظر آماری معنی‌دار نیست (دانکن ۱ درصد).

در تیمار T₀ سرعت فتوستتوز از ۷/۸ در ساعت ۱۰ صبح به ۱۰/۴ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه در ساعت ۱۳/۳۰ ظهر افزایش معنیداری نشان داد. در حالت تنش شدید رطوبتی، بیشینه فتوستتوز در ساعات قبل از بیشینه تابش خورشیدی حاصل شد. به عنوان نمونه در دو تیمار T₀ (آبیاری در تمام مراحل) و T₅ (آبیاری در مراحل ظهور خوشه و پر شدن دانه) سرعت فتوستتوز از ابتدای اندازه‌گیری تا ساعت ۱۳/۳۰ افزایش یافته است (جدول ۵). البته همان‌طور که ملاحظه می‌شود، افزایش سرعت فتوستتوز علاوه بر تابش فعال فتوستتوزی، تحت تأثیر شدت تنش رطوبتی نیز می‌باشد (شکل ۱). در تیمارهایی که با تنش آبی روبرو نمی‌باشند سرعت فتوستتوز تابعی از PAR می‌باشد به طوری که در نیم ساعت بعد از ظهر، هنگامی که تابش خورشیدی به بیشترین مقدار خود می‌رسد (۲۰۵۸ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه) حداکثر سرعت فتوستتوز حاصل می‌شود (شکل ۱). در مقابل، در تیمارهای تنش رطوبتی شدید، بیشینه سرعت فتوستتوز در شدت‌های پایین نور و قبل از ظهر اتفاق می‌افتد. در این

تیمارها به علت محدودیت در تأمین آب، با افزایش شار فوتون‌ها امکان استفاده از انرژی آنها جهت فعالیت فتوستتوزی میسر نشده و گیاه روزنه‌های خود را سریع‌تر بسته و زودتر به اشباع نوری می‌رسد. بنابراین، می‌توان این‌طور استنباط نمود که در تیمارهای تحت تنش از چند ساعت قبل تا چند ساعت بعد از ظهر فرایند فتوستتوز و تولید مواد غذایی کاهش می‌یابد و به علت تنش حرارتی تنفس افزایش می‌یابد. در مقابل، چنانچه گیاه آب کافی در اختیار داشته باشد ممکن است در طول روز گیاه به نقطه اشباع نوری نرسد و در تمام مدتی که جریان فوتون‌های نور مرئی به برگ‌ها برخورد می‌کند تولید مواد غذایی تداوم داشته باشد. بدیهی است که در این شرایط بدون تنش آبی بیشترین فعالیت‌های فتوستتوزی در حوالی ظهر به وقوع خواهد پیوست (شکل ۱). در مقایسه با تیمار تنش شدید رطوبتی، سرعت فتوستتوز در حداکثر تابش خورشیدی در تیمارهای تنش رطوبتی متوسط و ملایم به ترتیب ۲ و ۵ برابر شده است (شکل ۱).



شکل ۱: تأثیر تنش رطوبتی در شدت‌های مختلف نور و سرعت فتوستتوز

شکل ۱- تأثیر تنش رطوبتی در شدت‌های مختلف نور و سرعت فتوستتوز.

جدول ۵- تاثیر تابش فعال فتوسنتزی (PAR) بر سرعت فتوستتزر خالص (میکرومول بر مترمربع بر ثانیه) گیاه در تیمارهای مختلف آبیاری در ۱۵ خرداد (مرحله پر شدن دانه).

سرعت فتوستتزر در زمانهای مختلف آبیاری در ساعات روز							میانگین PAR گسیل شده (میکرو مول بر مترمربع بر ثانیه)	ساعت اندازه گیری
T ₆	T ₅	T ₄	T ₃	T ₂	T ₁	T ₀		
۲/۰۵ ^d	۷/۸۴ ^a	۱/۹۷ ^{cd}	۵/۲۶ ^b	۳/۷۱ ^{bc}	۳/۳۶ ^c	۷/۸۰ ^a	۱۶۱۸/۷	۱۰
۱/۲۴ ^d	۸/۰۴ ^a	۸/۰۹ ^a	۶/۰۱ ^b	۴/۵۸ ^{bc}	۳/۷۴ ^{cd}	۱۰/۰۱ ^a	۱۹۰۶	۱۱/۲۵
۱/۱۹ ^c	۹/۰۴ ^a	۳/۰۲ ^{cd}	۳/۲۳ ^c	۳/۲۲ ^c	۱/۲ ^{de}	۱۰/۴۰ ^a	۲۰۵۸	۱۳/۳۵

(نیم ساعت بعد از ظهر شرعی)

تفاوت اعداد دارای حروف مشترک در هر ردیف از نظر آماری معنی دار نیست (دانکن ۱ درصد).

نتیجه گیری

نتایج به دست آمده بیانگر آن است که با اعمال تنش رطوبتی، همزمان با کاهش هدایت روزنه ای سرعت فتوستتزر نیز کاهش یافته است. اعمال تنش رطوبتی در مرحله رشد زایشی نسبت به رشد رویشی با کاهش بیشتری در سرعت فتوستتزر (۴۳ درصد در مقابل ۲۳ درصد) همراه بوده است. تغییر زمان آبیاری نیز بر روی سرعت فتوستتزر تأثیر بسزایی دارد به طوری که در مقایسه با مرحله ساقه رفتن، اگر آبیاری در زمان پر شدن دانه صورت گیرد، تأثیر مساعدتری بر افزایش سرعت فتوستتزر خواهد داشت. چنانچه در نظر باشد که آبیاری در دو نوبت انجام شود، تغییر زمان آبیاری از تیمارهای مربوط به مراحل ساقه رفتن و پر شدن دانه به تیمارهای مربوط به مراحل ظهور خوشه و پر شدن دانه موجب افزایش سرعت فتوستتزر خالص خواهد شد. با پیشروی در زمان رسیدگی گندم در اواسط خرداد ماه، سرعت فتوستتزر در تمام تیمارهای تنش آبی کاهش یافت که علت آن رسیدن گیاه به انتهای دوران زندگی گیاه می باشد. به جز تیمار

دیم، در سایر تیمارها با پیشروی در زمان رسیدگی به دلیل بسته شدن روزنه ها و کاهش هدایت روزنه ای، غلظت دی اکسید کربن بین سلولی نیز کاهش پیدا کرد. با افزایش تعداد فوتون های گسیل شده در طول روز سرعت فتوستتزر نیز افزایش می یابد. البته، این افزایش به طور محسوسی تحت تأثیر شدت تنش رطوبتی قرار دارد. نشان داده شده است که گیاه تحت تنش، توانایی کافی برای جذب فوتون های دریافتی و استفاده از آنها در فتوستتزر ندارد. در تیمارهای تنش رطوبتی شدید بیشینه سرعت فتوستتزر در شدت های پایین نور و قبل از ظهر اتفاق می افتد. در این تیمارها به علت محدودیت در تأمین آب، با افزایش شار فوتون ها امکان استفاده از انرژی آنها جهت فعالیت فتوستتزی میسر نشده و گیاه روزنه های خود را سریع تر بسته و زودتر به اشباع نوری می رسد در تیمارهایی که با تنش آبی روبرو نمی باشد سرعت فتوستتزر تابعی از شدت نور می باشد و عموماً اشباع نوری یا به وقوع نمی پیوندد و یا در حوالی ظهر شرعی اتفاق می افتد.

منابع

- Ahmadi, A., and Baker, D.A. 2000. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis under water stress conditions in wheat plant. Iranian, J. Agric. Sci: 31: (4).813-825.
- Blum, A. 1996. Crop responses of drought and the interpretation of adaptation. Plant Growth Regul. 20:135-148.
- Brar, G.S., Kar, S., and Singh, N.T. 1990. Photosynthetic response of wheat to soil water deficits in the tropics. J. Agron. Crop Sci. 164: 343 -348.
- Chen, X.M., Begonia, G.B., Alm, D.M., and Hesketh, J.D. 1993. Response of soybean leaf photosynthesis to CO₂ and drought. Photosynthetic a. 29 (3): 447-454.

5. Cornic, G., and Massacci, A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. In: Photosynthesis and Environment. Ed. Baker, N. R. Kluwer Acad. Publs, 347-366.
6. Danko, J., Trakovicky, M., and Zemtakova, Z. 2001. Effect of N-nutrition on gas exchange characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.). Acta fytotechnica et zootechnica, Vol. 4. Proceedings of the international Science Conference on the Occasion of the 55th Anniversary of the Slovak, Agricultural University in Nitra. 4pp.
7. Dhanda, S.S., and Sethi, G.S. 1998. Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum*). Euphytica. 104: 39-47.
8. Ephrath, J.E., and Hesketh, J.D. 1991. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthetic and transpiration rates in maize (*Zea mays* L.) leaves. Photosynthetica. 25 (4): 607-619.
9. Frederick, J.R., Beardsell, D.M.F., and Hesketh, J.D. 1989. Leaf photosynthetic rates, stomatal resistances, and internal CO₂ concentration of soybean cultivars under drought stress. Photosynthetica. 23: 575-584.
10. Koc, M., Barutcular, C., and Genc, I. 2003. Photosynthesis and productivity of old and modern durum wheat in Mediterranean environment. Crop Sci. 43: 2089-2098.
11. Lawlor, D.W., and Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant Cell Environ. 25: 275-294.
12. McCree, K.J., and Richardson, S.G. 1987. Stomatal closure vs osmotic adjustment A comparison of stress responses. Crop Sci. 24: 539-543.
13. Sarmadnia, Gh. 1993. Importance of environmental stress in crop production. 1th Iranian Congress of Crop Prod. Breed. 6-9. Sep. Karaj, Iran. p. 157-172.
14. Siddique, M.R.B., Hamid, A., and Islam, S. 1999. Drought stress effect on photosynthetic rate and leaf gas exchange of wheat. Bot. Bull. Acad. Sin. 40: 141-145.
15. Siosemardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K., and Ebrahimzadeh, H. 2003. Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis and their relationship with drought resistance in wheat cultivars. Iranian, J. Agric. Sci: 34 (4). 93-106
16. Yordanov, I., Velikova, V., and Tsonev, T. 2003. Plant response to drought and stress tolerance. Bulg. J. Plant Physiol. Special Issue. P: 187-206.

The effects of water stress and photosynthesis active radiation on photosynthesis rate of wheat

***S.M.J. Nazemosadat¹ and S.A. Kazemini²**

¹Associate Prof., Dept. of water Engineering, University of Shiraz, Iran,

²Assistant Prof., Dept. of Agronomy and Plant Breeding, University of Shiraz, Iran

Abstract

In order to evaluate the effect of water stress and photosynthesis active radiation on the rate of wheat photosynthesis, a field experiment was conducted using a randomized complete block design with seven irrigation treatments and 4 replications at Kushkak Agriculture Research Center (Shiraz University). The results indicated, although the photosynthesis rate was reduced on all stressed treatments, the reduction was essential for the treatments that received water during vegetative rather than reproductive stage. The given results showed if available water is restricted, its beneficial irrigated wheat in grain filling phase of the reproductive stage. With the exception of rain-fed treatment, the concentrate sub-stomata CO₂ was found to be decreased as the amounts of applied water declined. Although for the rain-fed treatment, the concentrate sub-stomata CO₂ was more than the other treatments, the stomata conductance and photosynthesis rate of this treatment was critically low. This means that, due to the non-stomata restrictive factors, the accumulated CO₂ cannot be efficiently used by plant. The maximum photosynthesis rate (namely light saturation) has occurred from about 9:30 (6:00 GMT) morning for rain fed treatment to 13:30(9:00 GMT) for well water treatment. Although for severely water stress treatments the maximum photosynthesis rate has occurred when PAR was low, maximum photosynthesis rate was found to be coincide with maximum PAR value in well water treatments.

Keywords: Water stress; Photosynthesis; Wheat; Stomata conductance; CO₂; PAR