

بررسی تأثیر تنفس خشکی بر روی برخی صفات فیزیولوژیکی در پنج گونه اکالیپتوس

فرنوش هاشم‌پور^{۱*}، تیمور رستمی شاهراجی^۲، محمدحسن عصاره^۳ و آناهیتا شریعت^۴

^۱* نویسنده مسئول، دانش آموخته کارشناسی ارشد، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه گیلان. پست الکترونیک: farnoush.hashempour@gmail.com

^۲-دانشیار، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه گیلان، صومعه سرا.

^۳-استاد پژوهش، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مرتع کشور، تهران.

^۴-کارشناس ارشد پژوهش، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مرتع کشور، تهران.

تاریخ دریافت: ۸۸/۱۲/۴ تاریخ پذیرش: ۸۹/۳/۲۹

چکیده

به منظور بررسی تأثیر تنفس خشکی بر صفاتی چون رنگیزه‌های فتوستزی و میزان فتوستز در پنج گونه اکالیپتوس (*Eucalyptus globulus*, *E. largiflorens*, *E. robusta*, *E. sideroxylon*, *E. tereticornis*) قالب طرح کاملاً تصادفی انجام شد. تیمار خشکی در پنج سطح پتانسیل اسمزی (۰، ۱، ۲، ۳، ۶-۱۲-بار) به وسیله محلول پائی ایلن گلیکول اعمال گردید. در این بررسی صفاتی همچون میزان کلروفیل‌ها و کاروتینوئیدها، میزان فتوستز، پتانسیل آب برگ و تعداد روزنه‌ها اندازه‌گیری شد که بیشتر صفات مطالعه در اثر تنفس خشکی به طور معنی‌داری کاهش یافتدند، به طوری که بیشترین میزان کلروفیل، کاروتینوئیدها، فتوستز و پتانسیل آب برگ در گیاهان شاهد گونه‌های مختلف مشاهده شد. نتایج نشان داد که تنفس خشکی موجب کاهش کمتر این صفات در گونه *E. largiflorens* شده است و می‌توان این گونه را مقاوم‌ترین گونه نسبت به خشکی دانست. *E. tereticornis* نیز که با کاهش زیادی در صفات مورد بررسی در اثر خشکی روپرو شدند، گونه‌های حساس به خشکی می‌باشند. در این میان گونه‌های *E. globulus* و *E. robusta* نیز از مقاومت نسبتاً خوبی در برابر تنفس برخوردار بودند.

واژه‌های کلیدی: تنفس خشکی، رنگیزه‌های گیاهی، فتوستز، اکالیپتوس.

اعمال حیاتی گیاه اثر می‌گذارد که از جمله می‌توان از تأثیر آن بر جنبه‌های مختلف فرایند فتوستز اشاره کرد. گیاهان سبز در فرایند فتوستز با کمک رنگیزه‌های خود، انرژی نورانی را به انرژی شیمیایی تبدیل می‌کنند. خشکی سبب کاهش محتوای رنگیزه‌های سلول‌های گیاهی (کلروفیل‌ها و کاروتینوئیدها) می‌شود (حیدری شریف‌آباد، ۱۳۷۹). فتوستز گیاه نیز هنگام تنفس خشکی کاهش می‌یابد و اغلب این کاهش بر رشد و تولید گیاه تأثیر می‌گذارد، (Hassan, 2006) و هر چه گیاه به خشکی مقاوم‌تر باشد، کاهش فتوستز و رشد کمتر خواهد بود

مقدمه

جنگل‌کاری و ایجاد فضای سبز همواره به عنوان یک عامل مهم و ضروری در جوامع مختلف مطرح بوده و هست. جنگل به عنوان عاملی مهم در بهبودی محیط زیست نقش اساسی دارد و این در حالیست که ایران جزو کشورهای با پوشش کم جنگل به شمار می‌رود، بنابراین با توجه به ضرورت جنگل‌کاری در کشورمان که مناطق وسیعی از آن را مناطق خشک و نیمه‌خشک در برگرفته، شناسایی گونه‌های مقاوم به خشکی برای جنگل‌کاری در این مناطق امری بسیار ضروریست. تنفس خشکی بر کلیه

رسیده است. (Gindaba *et al.*, 2004) طی تحقیقی تأثیر کمبود آب بر رشد، تبادل گازی و پتانسیل آب برگ را بر روی دو گونه اکالیپتوس (*E. camaldulensis*) و (*E. globulus*) بهمراه سه گونه درختی دیگر در شرایط گلخانه‌ای بررسی کرده و نشان دادند که در اثر خشکی از میزان فتوستز، پتانسیل آب برگ و رشد درختان کاسته می‌شود. (Ngugi *et al.*, 2004) تأثیرات تنفس خشکی را بر تبادل گازی، پتانسیل آب برگ و تعداد روزنه‌ها در نهالهای هفت ماهه دو گونه اکالیپتوس (*E. cloeziana*) و (*E. argophloia*) مورد مطالعه قرار داده و به این نتیجه رسیدند که در اثر خشکی از تعداد روزنه‌های برگ کاسته شده و میزان فتوستز و پتانسیل آب برگ نیز کاهش می‌یابد. مقایسه دو گونه نشان داد که *E. argophloia* مقاوم‌تر بوده و مقادیر فتوستز و پتانسیل آب برگ بیشتری را نسبت به *E. cloeziana* در شرایط تنفس خشکی دارد، بهطوری که در اثر خشکی میزان فتوستز در *E. cloeziana* ۵۵ درصد کاهش یافت؛ در حالی که این میزان کاهش برای *E. argophloia* ۳۵ درصد بود. در یک آزمایش گلخانه‌ای پتانسیل آب برگ و واکنش‌های مورفولوژیکی به شرایط خشکی در نهالهای پنج ماهه *E. globulus* مطالعه و مشخص شد که کاهش سطح برگ و کاهش پتانسیل اسمزی سبب سازگاری به خشکی می‌شود (Guarnaschelli *et al.*, 2003). همچنین در *E. globulus* پژوهشی تأثیر تنفس خشکی بر نهالهای بررسی و نشان داده شد که سطوح میانه تنفس مانع توسعه سطح برگ و کاهش روزنه‌ها می‌شود، در حالی که در شرایط شدیدتر ممکن است ریزش برگ نیز رخ دهد (Battaglia *et al.*, 2002). با بررسی اثر تنفس خشکی بر نهالهای *Picea abies*، کاهش کلروفیل و فتوستز در نهالهای تحت تنفس هنگام مواجهه گیاه با خشکی اعلام شده است (Skuodiene, 2001; Wallin *et al.*, 2002).

از آن جا که آب قابل استفاده برای گیاه معمولاً عامل مهم محدودیت رشد در مناطق خشک و نیمه‌خشک است

(Cai *et al.*, 2007) طی تنفس خشکی، پتانسیل آب برگ و پتانسیل اسمزی منفی‌تر شده و فشار آماس به‌سمت صفر میل می‌کند (White *et al.*, 1992). هر چه گیاه نسبت به خشکی مقاوم‌تر باشد، در زمان مواجهه با خشکی تغییرات کمتری در پتانسیل آب برگ خود ایجاد می‌کند (هال، ۱۳۸۲). تنفس خشکی سبب ایجاد محدودیت روزنه‌ای می‌شود که با افزایش شدت تنفس، افزایش محدودیت روزنه‌ای منجر به بسته شدن روزنه‌ها و کاهش فتوستز می‌گردد (Yang *et al.*, 2007). تعداد و تراکم روزنه در گیاهان مختلف و حتی در درون یک گونه خاص گیاهی نیز تغییرپذیر است. گیاهانی که در محیط‌های دائماً مرتبط رشد می‌کنند دارای روزنه بیشتر و کوچکتر نسبت به گیاهان رشد یافته در زیستگاه‌های خشک هستند (حیدری شریف‌آباد، ۱۳۸۴). هرگاه تعداد روزنه‌ها کم بوده و با سرعت در برابر کاهش آب واکنش نشان داده و بسته شوند، اثر کمبود آب به تعویق می‌افتد (جعفری، ۱۳۸۴).

تأثیر تنفس خشکی بر روی نهالهای دو ساله *Picea asperata* در شرایط گلخانه‌ای مورد بررسی قرار گرفته است (Yang *et al.*, 2009). نتایج حاصل، حکایت از این داشت که تنفس خشکی موجب کاهش کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، کاروتینوئیدها و میزان فتوستز شده و نتیجه گرفتند که کاهش فتوستز در نهالهای تحت تنفس خشکی به محدودیت‌های روزنه‌ای وابسته است. تأثیر فصل خشک بر نهالهای سه ساله دو گونه گرم‌سیری *Acacia crassicarpus* و *Eucalyptus pellita* در جنگلهای شمال استرالیا بررسی شده است (Xu *et al.*, 2007). نتایج حاصل، حکایت از این داشت که در فصل خشک و مواجهه گیاه با تنفس خشکی از میزان فتوستز به مقدار قابل توجهی کاسته می‌شود، بهطوری که فعالیت فتوستزی در آکاسیا از $\mu\text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ۲۰/۵ در فصل مرطوب به $\mu\text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ۱۰/۵ در فصل خشک کاهش یافته و این مقدار برای اکالیپتوس از ۹/۹۷ به ۶/۰۹

حرارتی و بدون تیمار حرارتی به عنوان معیاری برای پایداری کلروفیل در نظر گرفته شد (Murty & Majumdar, 1962). مقدار فتوستتر با استفاده از دستگاه CO_2 analyzer بر حسب میکرومول CO_2 بر مترمربع بر ثانیه محاسبه شد. اندازه‌گیری تعداد روزنها با استفاده از روش ایجاد کپی انجام شد و تعداد روزنها براساس تعداد در میلی‌مترمربع محاسبه گردید (حیدری شریف‌آباد، ۱۳۷۹). پتانسیل اسمزی با استفاده از روش غوطه‌وری در مایع و با استفاده از تغییرات نسبی وزن نسبت به وزن اولیه بر حسب بار محاسبه شد (علیزاده، ۱۳۷۸). تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها با بکارگیری روش‌های تجزیه واریانس و آزمون معنی‌دار بودن تفاوت میانگین‌ها (دانکن) در نرم‌افزار SPSS 14 انجام شد.

نتایج

نتایج حاصل از تجزیه واریانس و مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه به روش دانکن نشان داد که خشکی بر تمام صفات مورد مطالعه تأثیرگذار بوده و سبب بروز اختلاف معنی‌دار در آنها شده است (جدولهای ۱ و ۲). تجزیه واریانس مربوط به اثر خشکی بر روی گونه‌های مورد مطالعه نشان داد که بین پنج گونه برای تمامی صفات مورد مطالعه در سطح ۱ درصد اختلاف معنی‌داری وجود دارد. بین تیمارهای اعمال شده و کلیه صفات مورد مطالعه از نظر آماری در سطح ۱ درصد اختلاف معنی‌داری وجود داشت. همچنین اثر متقابل بین خشکی و گونه بر کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتونوییدها بی‌معنی و بر فتوستتر در سطح ۵ درصد معنی‌دار، ولی بر روی سایر صفات در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود. معنی‌داری اثر متقابل بین گونه و تیمار نشان داد که صفات مورد بررسی گونه‌ها تحت تأثیر خشکی با هم اختلاف داشتند (جدول ۱). کلیه صفات اندازه‌گیری شده به جز نسبت کاروتونوییدها به کلروفیل کل تحت تأثیر تنفس خشکی کاهش یافته و در میان تیمارها اختلاف معنی‌داری

و همان‌طور که پیشتر گفته شد با توجه به نیاز روزافزون به ایجاد فضای سبز و گسترش جنگل کاری در این مناطق، شناسایی گونه‌های مقاوم به خشکی بسیار مفید و ضروریست؛ بنابراین این پژوهش با هدف دسترسی به گونه‌های مقاوم در برابر خشکی از میان پنج گونه اکالیپتوس و همچنین بررسی تغییرات برخی از صفات در اثر خشکی در نهالهای این گونه‌ها انجام شد.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق تأثیر تنفس خشکی بر برخی خصوصیات گیاه با استفاده از طرح کاملاً تصادفی در قالب آزمایش‌های فاکتوریل در گلخانه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور بررسی شد. نهالهای شش ماهه از محیط خاک به درون سطل‌های حاوی محلول غذایی هوگلند (Heideri Sharifabad, 1994) منتقل و پس از گذشت دو ماه و اطمینان از سازگاری‌شان با محیط جدید، تیمارهای خشکی شامل پنج سطح پتانسیل اسمزی (شاهد، ۱، ۳، ۶ و ۱۲-بار) به وسیله پلی‌اتیلن گلیکول (۶۰۰۰) بر آنها اعمال گردید. برای محاسبه میزان پلی‌اتیلن Michel & Kaufman (1973) استفاده شد و محلول غذایی بدون پگ نیز به عنوان شاهد در نظر گرفته شد. نهالها به مدت دو ماه تحت تیمارهای خشکی بودند. برای اندازه‌گیری رنگیزه‌های گیاهی چگالی نوری عصاره کلروفیل (استخراج شده توسط استن) در طول موج‌های ۶۴۵، ۶۶۳ و ۴۷۰ نانومتر خوانده و با استفاده از رابطه‌های مربوطه مقدار کلروفیل و کاروتونویید بر حسب میلی‌گرم بر گرم، وزن تر محاسبه گردید (مؤمنی و صداقت، ۱۳۷۸). همزمان با اندازه‌گیری کلروفیل، برگ‌های CSI لازم برای اندازه‌گیری شاخص پایداری کلروفیل یا Chlorophyll stability index (CSI) نیز جدا شده و به مدت ۱ ساعت در بن‌ماری در دمای ۶۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. با همان روش اندازه‌گیری کلروفیل، کلروفیل آنها نیز اندازه‌گیری شد و اختلاف کلروفیل استخراجی با تیمار

به کلروفیل کل برخلاف سایر صفات در اثر خشکی افزایش یافت و بیشترین مقدار آن در تیمار شدید خشکی مشاهده شد (جدول ۲).

وجود داشت، به طوری که بیشترین و کمترین مقدار هر یک از این صفات به ترتیب در تیمار شاهد و تیمار شدید خشکی (۱۲-بار) مشاهده شد. البته نسبت کاروتوئینیدها

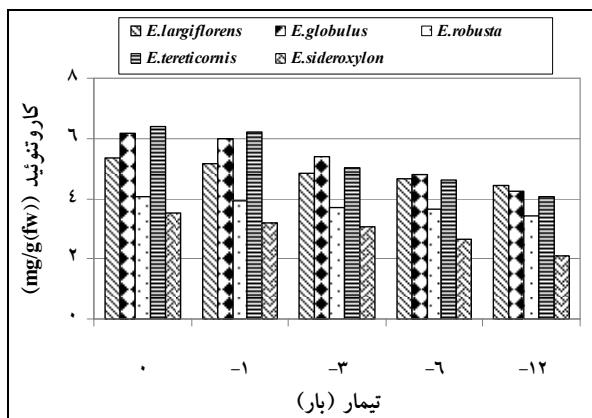
۱- میانگین مربعات حاصل از تجزیه واریانس اثر گونه و سطوح مختلف خشکی بر صفات مورد مطالعه

کل کاروفیل کل	کاروتینویید کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتینویید کلروفیل a	شاخص پایداری کلروفیل کل	فتوستز کلروفیل	پتانسیل آب برگ	تعداد روزنه رویی زیری	تعداد روزنه رویی				
۰/۷۵۵**	۰/۲۷۴**	۱/۶/۷۸**	۰/۱/۷۴**	۲/۱۹**	۰/۱۰/۷**	۷/۴۶**	۶۴۹۲۸۶/۶**	۷۲۰/۳۷**	۲۳۰۳۴۶/۶**	۳/۱۷**	۲۳۰۳۴۶/۶**	۳/۱۷**
۲/۷۵۷**	۰/۲۰/۹**	۰/۵/۸۵**	۰/۹/۶۱**	۰/۲۳۷**	۰/۱۲۲/۴**	۱۴۱۴۳/۸**	۱۸۷۷۵۳۳/۳**	۲۴۳۸۸۰۰**	۰/۴۸۳**	۰/۲۱۰**	۲۴۳۸۸۰۰**	۰/۴۸۳**
۰/۰۹۹ n	۰/۰۵۱**	۰/۰۵۹**	۰/۰۸۲**	۰/۰۴۰**	۰/۰۵۲۴*	۳۰/۶/۷۲**	۷۰۰۵۳۳/۳**	۱۳۳۴۶/۶**	۰/۲۱۰**	۰/۰۴۲	۱۷۰۶/۶	۰/۰۴۲
۰/۰۶۹	۰/۰۲۰	۰/۰۲۷۴	۰/۰۱۶	۰/۰۰۲	۰/۰۲۳۳	۳۳/۲۵	۲۰۰۵۳۳/۳	۱۷۰۶/۶	۰/۰۴۲	۰/۰۴۲	۱۷۰۶/۶	۰/۰۶۹

جدول ۲- مقایسه میانگین اثر سطوح مختلف تنش خشکی بر صفات مورد مطالعه

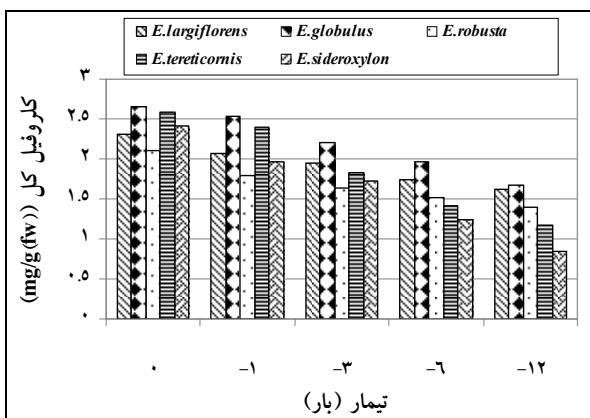
ملروفیل کل کاروتینویید	کلروفیل b کاروتینویید	کلروفیل کل	کاروتینویید کلروفیل a	شاخص پایداری کلروفیل کل	فتوستز کلروفیل	پتانسیل آب برگ	تعداد روزنه رویی زیری	تعداد روزنه رویی				
۲/۴۱ a	۵/۱۰ a	۳/۱۱ a	۲/۱۰ d	۰/۴۲ a	۹/۶۶ a	-۳۰/۳۰ a	۱۴۰۰ a	۱۷۶۰ a	۰/۹۰۰ a	۰/۸۴۹ a	۰/۵۵۰	۰/۷۵۲ a
۲/۱۵ b	۴/۹۰ a	۳/۰۴ a	۲/۲۶ c	۰/۳۳ b	۷/۸۶ b	-۴۵/۳۵ b	۱۲۲۰ b	۱۶۱۳/۳ b	۰/۸۴۹ a	۰/۷۵۲ a	۰/۴۹۶ b	۰/۴۹۶ b
۱/۸۷ c	۴/۴۱ b	۲/۳۴ c	۰/۲۲ c	۰/۲۲ c	۵/۵۵ c	-۶۲/۵۹ c	۱۰۰۰ c	۱۳۶۰ c	۰/۵۵۰	۰/۷۵۲ a	۰/۷۵۲ a	۰/۷۵۲ a
۱/۵۸ d	۴/۰۸ b	۲/۷۱ c	۰/۵۹ b	۰/۱۵ d	۳/۶۸ d	-۸۵/۳۶ d	۷۳۳/۳ d	۹۷۳/۳ d	۰/۷۵۲ a	۰/۴۹۶ b	۰/۴۹۶ b	۰/۴۹۶ b
۱/۳۴ e	۳/۶۵ c	۲/۵۳ d	۰/۱۱ e	۰/۷۹ e	۲/۷۹ e	-۱۰/۷/۰۴ e	۵۲۶/۶ d	۸۲۰ e	۰/۴۹۶ b	۰/۴۹۶ b	۰/۴۹۶ b	۰/۴۹۶ b

گونه‌ها در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (شکل ۲). با افزایش شدت تنفس خشکی کاهش معنی‌داری در سطح ۱ درصد در میزان فتوستتر کلیه گونه‌ها مشاهده شد (شکل ۳).

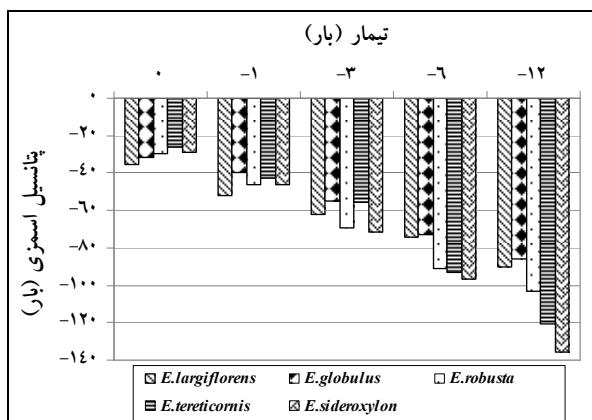


شکل ۲- اثر تنفس خشکی بر کاروتنوئیدها

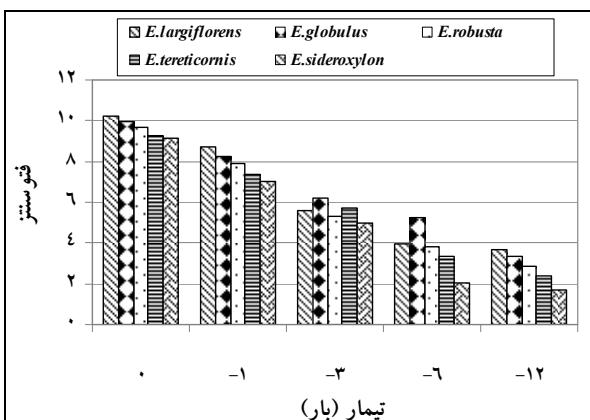
تنفس خشکی، میزان کلروفیل کل را کاهش داد که این کاهش برای *E. largiflorens* بی‌معنی، برای *E. tereticornis* در سطح ۵ درصد معنی‌دار و برای سایر گونه‌ها در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (شکل ۱). تنفس خشکی میزان کاروتنوئیدها را نیز کاهش داد که این کاهش برای



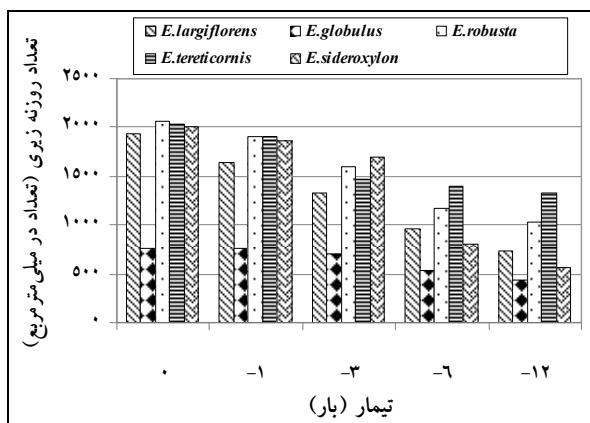
شکل ۱- اثر تنفس خشکی بر کلروفیل کل



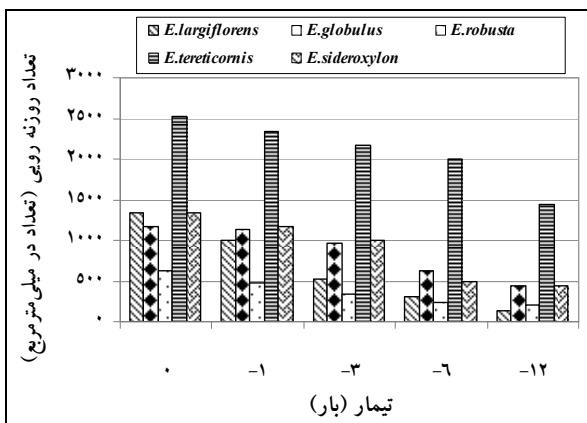
شکل ۴- اثر تنفس خشکی بر پتانسیل اسمزی



شکل ۳- اثر تنفس خشکی بر فتوستتر (μmol(co₂)m²s⁻¹)



شکل ۶- اثر تنش خشکی بر تعداد روزنه زیری



شکل ۵- اثر تنش خشکی بر تعداد روزنه رویی

پتانسیل اسمزی را در شرایط تنش دارا بودند. مقدار فتوستتر نیز در گیاهان تحت تنش شدید به ترتیب کاهش $(3/37)$ *E. globulus*، $(3/66)$ *E. largiflorens*، $(2/84)$ *E. tereticornis*، $(2/39)$ *E. robusta* و $(1/71)$ *E. sideroxylon* CO_2 بر مترمربع بر ثانیه بود. البته در دو شاخص یادشده، اختلاف زیادی بین گیاهان شاهد گونه‌های مختلف دیده نشد (شکل ۳ و ۴)، اما تعداد روزنه رویی در گونه‌های مختلف تفاوت آشکاری داشت، به طوری که *E. tereticornis* با 2533 عدد *E. tereticornis* بیشترین تعداد و *E. robusta* با 633 عدد کمترین تعداد را دارا بودند. در تیمار شدید خشکی نیز کمترین تعداد روزنه رویی مربوط به *E.largiflorens* با 132 عدد در واحد سطح بود (شکل ۵). در حالی که *E. globulus* در واحد سطح بود (شکل ۵). در حالی که *E. globulus* نیز با دارا بودن 766 عدد روزنه در واحد سطح در گیاهان شاهد و 433 عدد در تیمار شدید خشکی، کمترین تعداد روزنه زیری را دارا بود (شکل ۶).

بحث

در این تحقیق مشاهده شد که در اثر تنش خشکی میزان رنگدانه‌های گیاهی کاهش یافت. میزان کلروفیل a، b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها، شاخص CSI و نسبت کلروفیل a به b کاهش یافت، ولی نسبت

تنش خشکی کاهش معنی‌داری در سطح 1 درصد بر میزان پتانسیل اسمزی کلیه گونه‌ها بوجود آورد (شکل ۴). با افزایش شدت تنش خشکی کاهش معنی‌داری در سطح 1 درصد در تعداد روزنه رویی کلیه گونه‌ها دیده شد (شکل ۵). تنش خشکی تعداد روزنه زیری را نیز کاهش داد که این کاهش برای *E. globulus* در سطح 5 درصد معنی‌دار و برای سایر گونه‌ها در سطح 1 درصد معنی‌دار بود (شکل ۶). *E. globulus* با $2/65$ میلی‌گرم بر گرم وزن تر و *E. tereticornis* با $2/59$ بیشترین مقدار کلروفیل را در بین گیاهان شاهد گونه‌های مختلف دارا بودند. در تیمار شدید خشکی *E. globulus* با $1/68$ و *E. largiflorens* با $1/62$ میلی‌گرم بر گرم وزن تر، محتوای کلروفیلی بیشتری را در شرایط تنش داشتند. در حالی که *E. sideroxylon* کمترین میزان کلروفیل با $0/85$ mg/g(fw) را دارا بود (شکل ۱). بیشترین مقدار *E. globulus* کاروتنوئید نیز در *E. tereticornis* ($6/4$) و *E. tereticornis* ($6/16$) میلی‌گرم بر گرم وزن تر مشاهده شد و در تنش شدید خشکی نیز *E. largiflorens* با $6/45$ و *E. globulus* با $4/25$ میلی‌گرم بر گرم وزن تر، بیشترین و *E. sideroxylon* با $2/10$ میلی‌گرم بر گرم وزن تر، کمترین میزان کاروتنوئید را دارا بود (شکل ۲). *E. globulus* با $86/40$ و *E. largiflorens* با $89/95$ بار بیشترین پتانسیل اسمزی و *E. sideroxylon* با $135/4$ بار کمترین

اندازه‌گیری میزان تجزیه کلروفیل می‌باشد. هر چه میزان CSI کمتر باشد میزان تجزیه کلروفیل کمتر و مقاومت به خشکی بیشتر خواهد بود (سالار، ۱۳۷۳). ترتیب مقدار CSI از زیاد به کم در گیاهان شاهد که نشان دهنده حساسیت بیشتر به خشکی است عبارت بود از: *E. globulus* *E. tereticorni* *E. sideroxylon* *E. largiflorens* و *E. robusta* CSI در تنفس خشکی نشان دهنده تجزیه کلروفیل به‌هنگام کمبود آب است و هر چه این مقدار کمتر باشد میزان تجزیه کلروفیل بیشتر خواهد بود. به‌طوری که میزان کم CSI در تنفس شدید خشکی، میزان زیاد تجزیه کلروفیل را نشان می‌دهد. کمبود آب، میزان فتوستتر را نیز در تمامی گونه‌ها به مقدار قابل توجهی کاهش داد. مقدار کاهش فتوستتر در اثر خشکی در گونه‌های مقاوم کمتر و در گونه‌های حساس بیشتر بود. به‌نحوی که گونه‌های *E. largiflorens* و *E. globulus* بیشترین مقدار فتوستتر را در شرایط تنفس خشکی دارا بودند. به هر حال تأثیر تنفس خشکی بر کاهش فتوستتر پیش از این نیز بر روی *Picea asperata* و *Acacia crassicarpa* (Yang et al., 2007) و *Jasminus* (Xu et al., 2007) *Eucalyptus pellita* *Helianthus annuus* (Cai et al., 2007) *sambac* و *Eucalyptus globulus* (Cechin et al., 2006) *Vitis* (Gindaba et al., 2005) *E. camaldulensis* *Eucalyptus* (Bertamini et al., 2006) *vinifera* (Ngugi et al., 2004) *E. cloeziana* و *argophloia* کراوش شده است. روزنه‌های باز در طول خشکی و فتوستتر بیشتر از ویژگی‌های گیاهان پایدار در برابر خشکی است (Gindaba et al., 2005). برخی از اکالیپتوس‌ها به عنوان گیاهان پایدار شناخته می‌شوند، زیرا آنها تمايل به باز نگهداشت روزنه‌ها و عملکرد بالا به‌رغم کاهش نسبتاً زیاد پتانسیل آب دارند (Gindaba et al., 2004). بین ویژگی‌های آناتومیک برگ و ویژگی‌های تبادل گازی ارتباط معنی‌داری وجود دارد. در بیشتر

کاروتونوئیدها به کلروفیل کل افزایش یافت. میزان کاهش کلروفیل‌ها و کاروتونوئیدها تحت تنفس خشکی در گونه‌های حساس بیشتر است (Parida et al., 2007). مقدار درصد کاهش کلروفیل کل در اثر خشکی برای گونه‌های مختلف عبارت بود از: ۲۹/۸۷ (*E. largiflorens*) درصد، ۳۶/۶ (*E. globulus*) ۳۲/۲ (*E. robusta*) درصد، ۴۶/۶ (*E. sideroxylon*) درصد، ۵۴/۶۵ (درصد). تأثیر تنفس خشکی در کاهش رنگیزه‌های گیاهی پیش از این روی *Picea asperata* (Yang et al., 2007) *Gossypium hirsutum* (Parida et al., 2007) *Onobrychis* (Bertamini et al., 2006) *Vitis vinifera* (رامک و همکاران، ۱۳۸۵)، زیتون (یزدانی، ۱۳۸۳؛ ارجی، ۱۳۸۲) و گلابی (جوادی، ۱۳۸۲) نیز گزارش شده است. کاهش مشخص کلروفیل در گیاهان دارای کمبود آب به‌دلیل کاهش محتويات کلروفیل a و کلروفیل b بود. کلروفیل a کاهش بیشتری را نسبت به کلروفیل b تحت شرایط تنفس نشان می‌دهد (Oncel et al., 2000) که کاهش نسبت کلروفیل a به کلروفیل b در این تحقیق مؤید همین مطلب است. کاهش میزان کلروفیل برگ تحت تنفس سبب کاهش کارایی فتوستتر در گیاهان می‌شود و گیاهانی که بتوانند کلروفیل خود را حفظ کنند، می‌توانند فتوستتر بیشتری داشته باشند (بسرا و بسرا، ۱۳۷۹). افزایش نسبت کاروتونوئید به کلروفیل کل نشان دهنده این است که کاروتونوئیدها خیلی آهسته‌تر از کلروفیل‌ها تجزیه می‌شوند. کاروتونوئیدها آخرین رنگدانه‌هایی هستند که تجزیه شده و از بین می‌روند (Anon., 2008). گونه‌هایی که بتوانند محتوى کاروتونوئید بیشتری داشته باشند، در مقابل گونه‌های اکسیژن فعال، دفاع موفق‌تری خواهند داشت و در مقابل تنفس کمبود آب تحمل بیشتری از خود نشان می‌دهند (Noctor & Foyer, 1998). کاهش کمتر کاروتونوئید در گونه‌های *E. robusta* و *E. largiflorens* مقاومت بیشتر آنها را در مقابل خشکی نشان می‌دهد. نیز شاخصی برای CSI

زیری در گونه‌های مختلف متفاوت است. در *E. tereticomis* و *E. globulus* تعداد روزنے رویی بیشتر از زیری بود، ولی در بقیه گونه‌ها این تعداد در سطح زیرین برگ بیشتر بود. کاهش تعداد روزنے با افزایش خشکی توسط Battaglia *et al.* (2002) و Ngugi *et al.* (2004) با مطالعه بر روی *E. globules* نیز گزارش شده است. این در حالیست که ارجی (۱۳۸۲) و یزدانی (۱۳۸۳) با مطالعه تش خشکی بر روی زیتون، افزایش تعداد روزنها را تحت شرایط خشکی مشاهده نمودند. روزن‌های برگ نقش مهمی در زنده ماندن گیاهان تحت شرایط تنش بازی می‌کنند. علاوه بر کاهش تعداد روزنها در اثر خشکی که منجر به کاهش تعرق می‌گردد، فرایند اصلی دیگر مرتبط با روزنها، بسته شدن روزنها طی تنش خشکی است که منجر به کاهش تعرق و فتوستز می‌شود. استراتژی آناتومیکی برگ‌ها به منظور کاهش تعرق، کاهش در تعداد روزن‌ها برای مقابله با تنش خشکی می‌باشد.

از نظر مقاومت به خشکی گونه‌های مورد آزمایش، به ترتیب *E. globulus* و *E. largiflorens* در شرایط مناسبی بودند و با توجه به تغییرات صفات مورد بررسی، کاهش کمتر میزان رنگیزه‌های گیاهی، میزان فتوستز و پتانسیل آب برگ در اثر خشکی را می‌توان از دلایل موفقیت این گونه‌ها نام برد. به همین ترتیب با توجه به میزان کاهش صفات یادشده در اثر خشکی می‌توان *E. tereticornis* و *E. robusta* را گونه‌ای نسبتاً مقاوم و *E. sideroxylon* را گونه‌های حساس به خشکی نام برد که نهال‌های *E. sideroxylon* از حساسیت زیادی در برابر تنش برخوردار بوده و در شرایط تنش با بیشترین افت در صفات خود روبرو شد.

گیاهان، تنش خشکی منجر به کاهش پتانسیل آب برگ می‌شود که منجر به بسته شدن روزنها شده و موجب کاهش تبادل گازی می‌گردد (Gindaba *et al.*, 2005). پتانسیل آب برگ در کلیه گونه‌ها تحت تنش خشکی با افزایش شدت تنش کاهش معنی‌داری نشان داد، به‌نحوی که کمترین میزان کاهش در *E. largiflorens* و *E. globulus* مشاهده شد، در حالی که بیشترین میزان کاهش مربوط به *E. sideroxylon* بود. تأثیر تنش خشکی بر کاهش پتانسیل اسمزی پیش از این نیز بر روی (Rolando & Little, 2008) *Eucalyptus grandis* *Helianthus annuns*, (Sellin, 2007) *Picea abies* و *Eucalyptus globulus*, (Cechin *et al.*, 2006) (Gindaba *et al.*, 2005) *E. camaldulensis* *Prunus amygdalus*, (Silva *et al.*, 2004) *E. globulus* و *E. argophloia*, (Isaakidis & Sotiropoulos, 2004) *Quercus*, (Ngugi *et al.*, 2004) *E. cloeziana* *Mediavilla & Escudero*,) *Q. faginea* و *rotundifolia* (Guarnaschelli *et al.*, 2003) *E. globulus*, (2004) (Li & Wang, 2003) *E. microtheca* است. گونه‌های مقاوم‌تر در برابر خشکی، پتانسیل اسمزی بیشتری نسبت به گیاهان حساس دارند. گیاهان بسیار مقاوم به خشکی در زمان مواجهه با خشکی تغییرات کمی در پتانسیل آب برگ خود ایجاد می‌کنند (هال، ۱۳۸۲).

اما نتایج بدست آمده مربوط به بررسی تعداد روزنها نشان می‌دهد که تعداد روزنها نیز در گونه‌های مختلف تحت تأثیر تیمارهای مختلف تنش خشکی قرار گرفته است. تیمارهای مختلف خشکی اثر معنی‌داری بر تعداد روزنها در گونه‌های مختلف مورد بررسی اکالیپتوس داشته است. تحت شرایط تنش خشکی، تعداد روزنها در کلیه گونه‌ها و در هر دو سطح برگ کاهش نشان داد. کاهش نسبت تعداد روزن سطح رویی به سطح زیرین نشان می‌دهد که کاهش تعداد روزنها در واحد سطح رویی برگ بیش از سطح زیرین آن می‌باشد. تعداد روزنها رویی به

- هال، آ.، ۱۳۸۲. واکنش‌های گیاهان زراعی به محیط رشد. ترجمه کافی، م. و مهدوی دامغانی، ک.، انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد، ۲۹۷ صفحه.
- یزدانی، ن.، ۱۳۸۳. تعدیل تنفس خشکی به وسیله پکلوبرازول روی زیتون ارقام بلیدی و میشن. پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه تربیت مدرس، دانشکده کشاورزی، ۱۵۸.
- Anonymus, 2008. Geological Survey of Iran, North-East Territory. http://www.gsinet.ir/fa/Chemistry_of_fall_leaves.html.
- Battaglia, M., White, D. and Mummary, D., 2002. Modeling drought risk of *Eucalyptus globulus* plantations in a mediterranean climate. Proceedings of IUFRO Workshop on Reality, models and parameter estimation-The forestry scenario, 2-5 June 2002, Sesimbra, Portugal: 681-691.
 - Bertamini, M., Zulini, L., Muthuchelian, K. and Nedunchzhian, N., 2006. Effect of water deficit on photosynthetic and other physiological responses in grapevine (*Vitis vinifera* L.C.V. Riesling) Plants. *Photosynthetica*, 44 (1): 151-154.
 - Cai, H., Biswas, D.K., Shang, A.Q., Zhao, L.J. and Li, W.D., 2007. Photosynthetic response to water stress and changes in metabolites in *Jasminum sambac*. *Photosynthetica*, 45 (4): 503-509.
 - Cechin, I., Rossi, S.C., Oliveirea, V.C. and Fumis, T.F., 2006. Photosynthetic responses and proline content of mature and young leaves of sunflower plants under water deficit. *Photosyntetica*, 44 (1): 143-146.
 - Gindaba, J., Rozanov, A. and Negash, L., 2004. Response of seedlings of two *Eucalyptus* and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. *Forest Ecology and Management*, 201: 119-129.
 - Gindaba, J., Rozanov, A. and Negash, L., 2005. Photosynthetic gas exchange, growth and biomass allocation of two *Eucalyptus* and three indigenous tree species of Ethiopia under moisture deficit. *Forest Ecology and Management*, 205: 127-138.
 - Guarnaschelli, A.B., Lemcoff, J.H., Prystupa, P. and Basci, S.O., 2003. Responses to drought preconditioning in *Eucalyptus globulus* Labill. provenances. *Trees*, 17: 501-509.
 - Hassan, I.A., 2006. Effects of water stress and high temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Triticum aestivum* L. *Photosynthetica*, 44: 312-315.
 - Heidari Sharifabad, H., 1994. Variation in the sensitivity of nodulation and nitrogen fixation to nitrate in annual *medicago* species. A thesis for the degree of doctor of physiology, Waite Agricultural Research Institute, Glen Osmond, South Australian, 179 p.
 - Isaakidis, A. and Sotiropoulos, T., 2004. Response to severe water stress of the almond (*Prunus amygdalus*) ferragnes grafted on eight rootstocks. *New Zealand Journal of Crop and Horticulture Science*, 32: 355-362.

منابع مورد استفاده

- ارجی، ع.، ۱۳۸۲. اثر تنفس خشکی بر خصوصیات فیزیولوژیکی، ریخت‌شناسی و بیوشیمیایی برخی از ارقام زیتون (Olea europaea L.). رساله دکتری علوم باگبانی، دانشگاه تربیت مدرس، دانشکده کشاورزی، ۲۱۳ صفحه.
- بسرا، آ.س. و بسرا، آ.ک.، ۱۳۷۹. مکانیسم‌های مقاومت به تنفس‌های محیطی در گیاهان. ترجمه کافی، م. و مهدوی دامغانی، ع.، انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد، ۴۶۷ صفحه.
- جعفری، م.، ۱۳۸۴. احیای مناطق خشک و بیابانی. انتشارات دانشگاه تهران، ۲۴۷ صفحه.
- جودای، ت.، ۱۳۸۲. اثر تنفس خشکی بر خصوصیات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ۹ ژنوتیپ گلابی آسیایی (Pyrus serotina Redh.). رساله دکتری علوم باگبانی، دانشگاه تربیت مدرس، دانشکده کشاورزی، ۱۷۵ صفحه.
- حیدری شریف‌آباد، ح.، ۱۳۷۹. گیاه، خشکی و خشکسالی. انتشارات مؤسسه تحقیقات جنگلهای و مراتع کشور، ۲۰۰ صفحه.
- حیدری شریف‌آباد، ح.، ۱۳۸۴. جذب آب و تعرق. وزارت جهاد کشاورزی، معاونت زراعت، کمیته ملی خشکی و خشکسالی، ۱۹۶ صفحه.
- رامک، پ.، خاوری‌نژاد، ر.، حیدری شریف‌آباد، ح.، رفیعی، م. و خادمی، ک.، ۱۳۸۵. تأثیر تنفس آب بر میزان ماده خشک و رنگیزهای فتوستنتزی در دو گونه اسپرس. تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران، ۸۰-۹۱ (۲): ۱۴
- سالار، ن.، ۱۳۷۳. سلکسیون واریته‌های جو برای مقاومت به خشکی. پژوهش و سازندگی، ۲۴: ۱۲-۱۴
- علیزاده، ا.، ۱۳۷۸. رابطه آب و خاک و گیاه. انتشارات آستان قدس رضوی، ۳۵۳ صفحه.
- مؤمنی، ت. و صداقت، ک.، ۱۳۷۸. کلروفیل و پایداری آن. انتشارات مؤسسه تحقیقات جنگلهای و مراتع کشور، ۱۸۱ صفحه.

- seedlings planted into pots. South African Journal of Botany, 74: 133-138.
- Sellin, A., 2007. Variation in shoot water status of *Picea abies* (L.) Karst. Trees with different life histories. Forest Ecology and Management, 97: 53-62.
 - Silva, F.C., Shvaleva, A., Maroco, J.P., Almeida, M.H., Chares, M.M. and Pereira, J.S., 2004. Responses to water stress in two *eucalyptus globules* clones differing in drought tolerance. Tree Physiology, 24: 1165-1172.
 - Skuodiene, L., 2001. Quantitative changes in amino acid prolin and chlorophyll in the needles of *Picea abies* (L.) Karst. during stress and adaptation. Biologija, 2: 54-56.
 - Wallin, G., Karlsson, P.E., Seldeh, G., Ottoso, S., Medin, E.L., Pleijel, H. and Skarby, L., 2002. Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients and stem volume of Norway Spruce, *Picea abies*. Plant Physiology, 114: 192-206.
 - White, R.H., Engelke, M.C., Morton, S.J. and Ruemmele, B.A., 1992. Competitive turgor maintenance in tall fescue. Crop Science, 32: 251-256.
 - Xu, S.M., Liu, L.X., Woo, K.C. and Wang, D.L., 2007. Changes in photosynthesis, Xanthophyll cycle, and sugar accumulation in two North Australia tropical species differing in leaf angles. Photosynthetica, 45 (3): 348-354.
 - Yang, Y., Liu, Q., Han, C., Qiao, Y.Z., Yao, X.Q. and Yin, H.J., 2007. Influence of water stress and low irradiance on morphological and physiological characteristics of *Picea asperata* seedlings. Photosynthetica, 45 (4): 613-619.
 - Li, Ch. and Wang, K., 2003. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations. Forest Ecology and Management, 179: 377-385.
 - Mediavilla, S. and Escudero, A., 2004. Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. Forest Ecology and Management, 187: 281-294.
 - Michel, B.E. and Kaufman, M.R., 1973. The osmotic potential of Polyethylene Glycol 6000. Plant Physiology, 51: 914-916.
 - Murty, K.S. and Majumdar, S.K., 1962. Modification of the technique for determination of chlorophyll stability index in relation to studies of drought resistance in rice. Curr. Science, 32: 470-471.
 - Ngugi, M.R., Doley, D., Hunt, M.A., Ryan, P. and Dart, P., 2004. Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. Trees, 18: 381-389.
 - Noctor, G. and Foyer, C.H., 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. Ann. Rev. plant Physiol. Plant Mol. Biol., 49: 249-279.
 - Oncel, I., Keles, Y. and Ustan, A.S., 2000. Interactive effects of temperature and heavy metal stress on the growth and some biochemical compounds in wheat seedlings. Environmental Pollution, 107: 315-320.
 - Parida, A.K., Dagonkar, V.S., Phalak, M.S., Umalkar, G.V. and Aurangabadkar, L.P., 2007. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. Plant Biotechnol. Rep., 1: 37-48.
 - Rolando, C.A. and Little, K.M., 2008. Measuring water stress in *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden

Impact of drought stress on some physiological traits in five Eucalypt species

F. Hashempour^{1*}, T. Rostami Shahraji², M.H. Assareh³ and A. Shariat⁴

1*- Corresponding author, M.Sc. graduated, Faculty of Natural Resources, University of Guilan, Somesara, Iran.
E-mail: farnoush.hashempour@gmail.com

2- Associate Prof., Faculty of Natural Resources, University of Guilan, Somesara, Iran.

3- Professor, Research Institute of Forests and Rangelands, Tehran, Iran.

4- Research Expert, Research Institute of Forests and Rangelands, Tehran, Iran.

Received: 23.02.2010

Accepted: 19.06.2010

Abstract

In order to investigate the impact of drought stress, a trail was carried out in a factorial experiment in the base of randomized complete design on traits such as pigments and photosynthesis in five *Eucalyptus* species (*E. globulus*, *E. largiflorens*, *E. robusta*, *E. sideroxylon*, *E. tereticornis*). Drought treatments contained polyethylene glycol solution with five levels (0, -1, -3, -6, -12 bar). In this investigation characteristics such as: chlorophyll and carotenoids, photosynthesis rate, leaf water potential and stomata number were studied. Most of the traits were significantly decreased under water stress condition. The highest amount of chlorophyll, carotenoids, photosynthesis and leaf water potential were related to control plants of different species. Results showed that these traits caused lower reduce under drought stress condition in *E. largiflorens*. Whereas these traits have positive correlation with resistance to drought, consequently *E. largiflorens* were most resistance species to drought stress. *E. sideroxylon* and *E. tereticornis* with high reduce in traits were sensitive species to drought under drought stress condition. *E. globulus* and *E. robusta* were relative high resistance species to drought stress.

Key words: drought stress, plant pigments, photosynthesis, *Eucalyptus*.