

نقش سایه در تعدیل عوارض ناشی از تنش خشکی بر فیزیولوژی نونهال بنه (*Pistacia atlantica* Desf.)

محمدحسین صادقزاده حلاج^۱، داوود آزادفر^{۲*}، حسین میرزایی ندوشن^۳، محمدحسین ارزانش^۴ و مسعود توحیدفر^۵

۱- دانشجوی دکتری جنگل‌شناسی و اکولوژی جنگل، دانشکده علوم جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

۲- نویسنده مسئول، دانشیار، گروه جنگل‌شناسی و اکولوژی جنگل، دانشکده علوم جنگل، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

پست الکترونیک: azadfar@gau.ac.ir

۳- استاد پژوهش، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران

۴- استادیار پژوهش، بخش تحقیقات خاک و آب، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران

۵- دانشیار پژوهش، گروه مهندسی بیوتکنولوژی، دانشکده مهندسی انرژی و فناوری‌های نوین، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران

تاریخ پذیرش: ۹۵/۰۹/۱۵

تاریخ دریافت: ۹۵/۰۸/۱۹

چکیده

این پژوهش با هدف بررسی نقش سایه در تعدیل عوارض ناشی از تنش خشکی بر فیزیولوژی نونهال‌های بنه (*Pistacia atlantica* Desf.) در تابستان ۱۳۹۵ و در ایستگاه تحقیقات البرز کرج انجام شد. نونهال‌های بنه در شرایط تیمارهای تنش خشکی (در سه سطح فاقد تنش، تنش متوسط و تنش شدید) و سایبان مصنوعی (در سه سطح فاقد سایه، سایه کم و سایه متوسط) در قالب طرح کرت‌های خردشده با پایه بلوک‌های کامل تصادفی قرار گرفتند. پس از گذشت یک ماه، مشخصه‌های فیزیولوژی برگ شامل محتوای نسبی آب، محتوای قندهای محلول و پرولین، غلظت رنگیزه‌های گیاهی، فعالیت آنزیم کاتالاز و نرخ نشت الکترولیت اندازه‌گیری شدند. تنش خشکی باعث کاهش شدید محتوای نسبی آب و غلظت کلروفیل کل، a و b برگ شد. در مقابل، سایه با تعدیل تنش خشکی، مقدار مشخصه‌های مذکور را به‌طور معنی‌داری افزایش داد. تنش خشکی باعث تحریک مکانسیم‌های مقاومت در نونهال‌های بنه شد و محتوای پرولین، کاروتنوئید و فعالیت آنزیم کاتالاز افزایش معنی‌داری پیدا کردند، اما سایه باعث کاهش معنی‌دار این مشخصه‌ها و همچنین نسبت کلروفیل a/b شد. برهمکنش سایه و تنش خشکی بر مشخصه‌های کلروفیل a و فعالیت آنزیم کاتالاز معنی‌دار بود و تیمارهای تنش خشکی پاسخ‌های متفاوتی به سایه نشان دادند. به‌طور کلی، نتایج این پژوهش حاکی از نقش مثبت سایه در تعدیل تنش خشکی بر نونهال‌های بنه بود.

واژه‌های کلیدی: اسمولیت‌ها، تنش فتواکسیداتیو، رنگیزه‌ها، کلروفیل.

مقدمه

به اکوسیستم‌های مختلف و توسعه تکنیک‌های جنگل‌کاری مناسب در مناطق پرتنش کمک کند. بنابراین، امروزه تحقیقات در حال تمرکز تدریجی بر پاسخ گیاهان به ترکیب عامل‌های نور و رطوبت است (Ashton et al., 2006). در جنگل‌ها که مقدار رطوبت و نور دارای

تفاوت‌ها در تحمل تنش و حداقل نیازهای گیاهان به‌ویژه برای نور و رطوبت مهم‌ترین عامل در الگوی توزیع جنگل در اکوسیستم‌های جنگلی است. شناخت تعامل میان این فاکتورها می‌تواند به درک چگونگی سازگاری گیاهان

بنه (*Pistacia atlantica* Desf.) یکی از مهمترین گونه‌های درختی جنگل‌های خارج از شمال است که علاوه بر حضور گسترده در مناطق رویشی ارسباران، زاگرس، ایرانو- تورانی و دامنه‌های ناحیه خلیج فارس و عمانی، مانند کمربندی اطراف کویرهای ایران را احاطه کرده است (Owji & Hamzepour, 2003). نتایج تحقیقات متعدد در کشور نشان داده که وجود درختچه‌های پرستار و سایه‌اندازی آنها بر دانه‌های نورسته بنه برای موفقیت زادآوری طبیعی بسیار حیاتی است (Negahdare Saber & Abbasi, 2010). گزارش Jahanpour و همکاران (۲۰۱۰) نیز حاکی از نقش مثبت سایبان‌های مصنوعی در افزایش زنده‌مانی بذرکاری‌های این گونه در رویشگاه‌های طبیعی آن است. با این وجود، اطلاعات چندانی در مورد پاسخ نهال‌های بنه به برهم‌کنش عامل‌های محیطی نور و رطوبت و اهمیت آنها در بیان تغییرات متغیرهای فیزیولوژی این گونه در دست نیست. پیش از این گزارشاتی در خصوص اثر تنش خشکی بر فیزیولوژی نهال بنه منتشر شده که براساس آنها تنش خشکی باعث کاهش میزان آب و پتانسیل اسمزی برگ، مقدار کلروفیل a و b، نسبت کلروفیل a/b، هدایت روزنه‌ای، نرخ فتوسنتز و عملکرد فتوسیستم II و افزایش پرولین و آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز در نهال بنه شده است (Ranjbar Fordoei et al., 2000; Joulai Manesh, 2011; Mirzaei, 2011).

در این پژوهش سعی بر آن بود تا ضمن بررسی اثرات عامل‌های نور و رطوبت بر فیزیولوژی نهال بنه، اهمیت این عامل‌ها در بیان تغییرات فیزیولوژیک و تحریک سازوکارهای مقاومت در نهال این گونه مورد بررسی قرار گیرد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در ایستگاه تحقیقات البرز کرج وابسته به مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور واقع در جنوب شهر کرج با مختصات جغرافیایی ۳۵° ۴۸' شمالی و ۵۴° ۵۰' شرقی با ۱۳۰۰ متر ارتفاع از سطح دریا انجام شد. براساس

ناپوستگی‌های زیادی است، تفاوت‌های نهال‌های چوبی به سایه و خشکی سبب ایجاد الگوهای پراکندگی گونه‌ها به‌ویژه در ترکیب با تنوع عامل‌های دیگری نظیر دسترسی به مواد غذایی و عامل‌های زنده می‌شود (Caspersen & Kobe, 2001). اثر چنین برهم‌کنش‌هایی یک عامل بسیار مهم در موفقیت زادآوری گونه‌های جنگلی است. رقابت برای آب در توده‌های تحت تسلط درختان بالغ و بوته‌ها ممکن است اثرات تنش خشکی بر نهال‌های مستقرشده در زیراشکوب را تشدید کند (Valladares & Percy, 2002). به‌علاوه، به‌رغم رقابت موجود برای کسب رطوبت، اثر مثبت سایه ایجادشده توسط گیاهان موجود بر زادآوری درختان یک قاعده پذیرفته‌شده است (Callaway et al., 2003).

در خصوص اثر متقابل رطوبت و سایه فرضیه‌های متفاوتی وجود دارد. برخی معتقدند که تنش خشکی اثر بیشتری بر گیاهان رشدیافته در سایه دارد (Schall et al., 2012). بر مبنای این فرضیه، گیاهان رشدیافته در شرایط سایه سهم بیشتری از زی‌توده را به اندام هوایی و به‌ویژه سطح برگ برای دریافت نور بیشتر اختصاص می‌دهند که سبب کاهش سهم زی‌توده ریشه و نقصان بیشتر جذب آب از خاک می‌شود (Smith & Huston, 1989). اما فرضیه دیگری ناظر بر کاهش اثر تنش خشکی بر گیاه به‌واسطه کاهش نور وجود دارد که بیان می‌کند سایه سبب حفاظت گیاه از عامل‌هایی نظیر دمای زیاد برگ و محیط، نقصان شدید بخار آب و تنش‌های اکسیداتیو که اثر تنش خشکی را تشدید می‌کنند، می‌شود. برگ‌های واقع در سایه به آب کمتری برای تعرق نیاز داشته و گیاه قادر به نگهداری آب بیشتر و افزایش آب بافت‌ها می‌شود (Li et al., 2011). فرضیه دیگری مطرح می‌کند که رطوبت خاک به‌تناسب مقدار نور تغییر می‌یابد؛ بنابراین اثرات سایه و خشکی مستقل هستند (Sack & Grubb, 2002). بنابراین، اثرات همزمان خشکی و سایه به دلیل تفاوت‌های میان گونه‌ها، فنوتیپ‌ها و جمعیت‌ها بسیار متغیر بوده و به‌طور تقریب غیرممکن است که بتوان یک نتیجه‌گیری کلی برای تمام گونه‌های گیاهی ارابه کرد.

نرخ نشت الکترولیت‌ها برحسب درصد (Epron & Dreyer, 1992)، محتوای پرولین برحسب میکروگرم بر گرم وزن تر برگ (Bates *et al.*, 1973)، محتوای قندهای محلول برحسب قسمت در میلیون (Irigoyen *et al.*, 1992)، غلظت کلروفیل a, b، کل و کاروتنوئید برحسب میکروگرم بر گرم وزن تر برگ (Lichtenthaler, 1987) و فعالیت آنزیم آنتی‌اکسیدان کاتالاز (Beers & Sizer, 1952) برحسب واحد در میلی‌لیتر بودند.

بررسی نرمال بودن داده‌ها با استفاده از آزمون اندرسون-دارلینگ انجام شد و متغیرهای محتوای نسبی آب برگ و کلروفیل b به دلیل عدم تبعیت از توزیع نرمال با استفاده از روش تبدیل جانسون (Johnson, 1949) در محیط نرم‌افزار Minitab 16 نرمال شدند. تجزیه واریانس و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD در نرم‌افزار Mstat-c 2.1 و ترسیم نمودارها در نرم‌افزار Excel انجام شد.

نتایج

نتایج به دست آمده از تجزیه واریانس داده‌ها در جدول ۱ ارائه شده است. رطوبت خاک اثر معنی‌داری بر متغیرهای محتوای نسبی آب برگ، غلظت کلروفیل a, b، کلروفیل کل ($p < 0/05$) و پرولین ($p < 0/01$) داشت. اثر معنی‌دار سایبان بر متغیرهای محتوای نسبی آب برگ و غلظت پرولین ($p < 0/05$) و غلظت کلروفیل‌های a, b، کل و کاروتنوئید و همچنین نسبت کلروفیل a/b ($p < 0/01$) و اثر متقابل سایبان \times رطوبت خاک فقط بر غلظت کلروفیل a و فعالیت آنزیم کاتالاز در سطح اطمینان ۹۵ درصد مشاهده شد.

میانگین تیمارهای مختلف رطوبت خاک برای متغیرهایی که اثر این عامل بر آنها معنی‌دار شد، در جدول ۲ ارائه شده است. همان‌طور که مشاهده می‌شود، افزایش رطوبت خاک سبب افزایش محتوای نسبی آب برگ، کلروفیل a, b و کل شد، اما متغیرهای کاروتنوئید، کاتالاز و پرولین با افزایش رطوبت روند کاهشی نشان دادند.

آمار ایستگاه هواشناسی شهر کرج (۱۳۸۳ تا ۱۳۹۳)، میانگین بارندگی سالانه ۲۸۳/۲ میلی‌متر، میانگین درجه حرارت ماهانه ۱۵/۸ درجه سانتیگراد و میانگین ماهانه سرعت باد ۲/۶ متر بر ثانیه می‌باشد. حداکثر مطلق دما برابر با ۴۱/۸ درجه سانتیگراد در تیرماه ۱۳۸۹ و حداقل مطلق دما برابر با ۱۶/۶- درجه سانتیگراد در دی‌ماه ۱۳۸۷ رخ داده‌اند (Anonymous, 2016).

در اواخر زمستان ۱۳۹۲ نهال‌های گلدانی همگن یکساله بنه به گلدان‌های پلاستیکی بزرگتر با ابعاد ۳۵ \times ۳۰ سانتی‌متر منتقل شد و پس از چند ماه مهلت‌دهی به منظور استقرار کامل در گلدان‌ها، در خرداد ۱۳۹۳ تحت تیمارهای رطوبت و سایبان قرار گرفتند. طرح آزمایش به صورت کرت‌های دوبار خردشده در قالب بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار، ۲۷ کرت و تعداد ۱۰ گلدان در هر کرت استقرار یافته و عامل‌های مورد آزمایش شامل رطوبت خاک (در سه سطح ۱۰۰، ۵۰ و ۲۰ درصد ظرفیت زراعی خاک) به عنوان عامل اصلی و سایبان مصنوعی (در سه سطح صفر، ۳۰ و ۵۰ درصد) به عنوان عامل فرعی به صورت تصادفی در بلوک‌ها مرتب شدند.

قبل از اعمال تیمارها و با توجه به همسانی وزن تمام گلدان‌ها، ظرفیت زراعی گلدان‌ها با استفاده از روش توزین به دست آمد و براساس آن وزن هدف برای سطوح تیمارهای مختلف رطوبتی محاسبه شد. گلدان‌ها در ابتدای هر روز با استفاده از ترازوی قابل حمل با دقت دو گرم توزین و به وسیله آبیاری با استوانه مدرج یک لیتری به وزن هدف رسانده شدند. تیمارهای سایبان با استفاده از توری‌های سایبان پلی‌اتیلنی با درصد سایه‌اندازی ۳۰ و ۵۰ درصد و با نصب پایه بر روی کرت‌های مورد نظر مستقر شدند. پس از گذشت یک ماه از اعمال تیمارها، نمونه‌های برگ تمام نهال‌های موجود در کرت‌ها برداشت و برای اندازه‌گیری‌ها فیزیولوژیک به آزمایشگاه منتقل شدند.

مشخصه‌های اندازه‌گیری شده در آزمایشگاه شامل محتوای نسبی آب برگ برحسب درصد (Boyer, 1968)،

جدول ۱- میانگین مربعات به دست آمده از تجزیه واریانس داده‌های مربوط به متغیرهای فیزیولوژی برگ نهال‌های مورد مطالعه بنه (متغیرهای محتوای نسبی آب برگ و کلروفیل b تبدیل شده‌اند)

متغیر	تکرار	رطوبت	خطای عامل اصلی	سایبان	رطوبت × سایبان	خطا
محتوای نسبی آب برگ	۰/۳۲۶ ^{ns}	۲۰/۳۴۰ ^{**}	۰/۳۵۷	۰/۵۰۸ [*]	۰/۰۶۰ ^{ns}	۰/۰۹۹
قندهای محلول	۲۰۲۹۳۱/۹۵۷ ^{ns}	۱۶۲۴۷۹/۴۹۹ ^{ns}	۴۳۱۹۳/۹۰۲	۸۴۲۱/۲۷۸ ^{ns}	۳۸۴۷/۷۷۳ ^{ns}	۵۵۹۴/۸۱۲
کلروفیل a	۷۴۲۳/۵۲۱ ^{ns}	۹۶۰۵۱/۵۶۷ ^{**}	۱۱۳۶/۲۷۸	۵۷۸۲/۹۹۹ ^{**}	۴۳۵/۵۹۸ [*]	۸۷/۷۴۷
کلروفیل b	۱/۲۱۱ [*]	۳/۱۴۴ ^{**}	۰/۰۸۴	۴/۸۸۵ ^{**}	۰/۲۴۲ ^{ns}	۰/۰۸۶
کلروفیل کل	۶۵۶۴/۴۹۰ ^{ns}	۱۴۹۸۴۰/۲۹۳ ^{**}	۱۰۰۹/۵۲۹	۳۴۰۹۸/۸۹۵ ^{**}	۴۳۷/۳۵۰ ^{ns}	۲۷۲/۶۵۳
نسبت کلروفیل a/b	۰/۱۹۹ [*]	۰/۱۳۳ ^{ns}	۰/۰۲۳	۰/۱۸۶ ^{**}	۰/۰۱۱ ^{ns}	۰/۰۰۹
کاروتنوئید	۲۵۰/۸۳۷ ^{ns}	۳۳۷۹/۰۷۱ [*]	۴۷۲/۲۴۶	۵۴۰۶/۴۶۸ ^{**}	۳۶۴/۲۵۰ ^{ns}	۲۱۵/۸۹۸
نشت یونی	۲/۴۱۵ ^{ns}	۱۹/۶۳۷ ^{ns}	۷/۲۷۰	۱/۴۲۹ ^{ns}	۶/۴۰۹ ^{ns}	۵/۹۱۳
فعالیت کاتالاز	۰/۰۹۱ ^{ns}	۱/۶۷۵ ^{**}	۰/۰۳۵	۰/۱۷۶ ^{**}	۰/۰۹۰ [*]	۰/۰۱۸
پرولین	۲/۰۰۲ ^{ns}	۲۳/۴۴۷ ^{**}	۰/۶۰۰	۱/۲۶۹ [*]	۰/۳۶۳ ^{ns}	۰/۱۸۶

^{**} معنی دار در سطح اطمینان ۹۹ درصد؛ ^{*} معنی دار در سطح اطمینان ۹۵ درصد؛ ^{ns} غیر معنی دار

جدول ۲- مقایسه میانگین متغیرهای فیزیولوژی برگ نهال بنه در سطوح مختلف رطوبت خاک

متغیر	۲۰ درصد ظرفیت زراعی	۵۰ درصد ظرفیت زراعی	۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی
محتوای نسبی آب (%)	۷۰/۰۹±۰/۹۶ c	۷۷/۲۹±۰/۷۲ b	۸۶/۵۳±۰/۷۹ a
کلروفیل a (μg/gFW)	۷۸۵/۷±۲۰/۴ c	۹۰۱/۸±۲۶/۰۸ b	۹۵۱/۸±۲۴/۲۱ a
کلروفیل b (μg/gFW)	۳۹۴/۸±۱۲/۴ b	۴۱۳/۷±۱۷/۱ ab	۴۳۱/۵±۱۳/۴ a
کلروفیل کل (μg/gFW)	۱۱۸۰/۵±۱۹/۸ c	۱۳۱۵/۵±۲۸/۳ b	۱۳۸۳/۳±۳۰/۱ a
کاروتنوئید (μg/gFW)	۴۱۳/۷±۸/۸ a	۳۹۵/۳±۹/۰ b	۳۸۶/۹±۱۰/۴ b
فعالیت کاتالاز (unit/ml)	۱/۵۱۷±۰/۰۸۳ a	۱/۱۷۱±۰/۰۵۳ b	۰/۹۰۸±۰/۰۵۳ b
پرولین (μg/gFW)	۴/۱۹۴±۰/۲۱۱ a	۲/۹۵۰±۰/۲۳۶ ab	۱/۹۱۴±۰/۱۹۵ b

حروف انگلیسی متفاوت در ردیف بیانگر وجود اختلاف معنی دار می‌باشند.

کلروفیل a در شدت‌های مختلف سایه‌اندازی به موازات افزایش رطوبت روند کندتری پیدا کرد. بیشترین مقدار کلروفیل a در رطوبت خاک ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی و ۵۰ درصد سایه و کمترین مقدار آن در نهال‌های تیمار شده با رطوبت ۲۰ درصد ظرفیت زراعی و بدون سایه‌بان مشاهده شد.

مقایسه میانگین سطوح مختلف سایه برای متغیرهایی که اثر این عامل بر آنها معنی دار بود، نشان داد که سایه سبب افزایش محتوای نسبی آب، کلروفیل‌های a، b و کل و کاهش نسبت کلروفیل a/b، کاروتنوئید، کاتالاز و پرولین در برگ نهال‌های مورد مطالعه بنه شد (جدول ۳).

گروه‌بندی تیمارهای ترکیبی رطوبت و سایه برای متغیرهای غلظت کلروفیل a و فعالیت آنزیم کاتالاز در شکل ۱ ارایه شده است. همان‌گونه که مشاهده می‌شود، افزایش

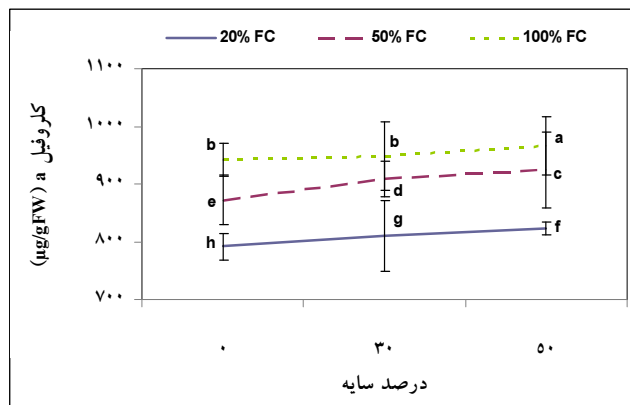
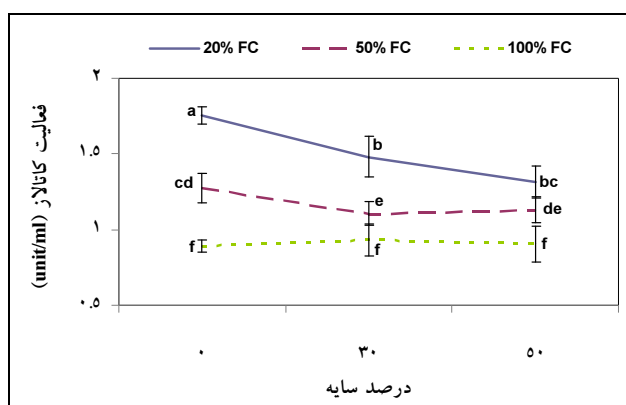
جدول ۳- مقایسه میانگین متغیرهای فیزیولوژی برگ نهال بنه در سطوح مختلف سایه

متغیر	بدون سایه	سایه ۳۰ درصد	سایه ۵۰ درصد
محتوای نسبی آب (%)	۷۷/۰۴±۲/۵۲ b	۷۷/۹۹±۲/۵۶ ab	۷۸/۸۹±۲/۵۰ a
کلروفیل a (µg/gFW)	۸۴۰/۶±۲۸/۴ c	۸۸۳/۶±۳۳/۴ b	۹۱۵/۲±۳۱/۴ a
کلروفیل b (µg/gFW)	۳۸۴/۲±۱۰/۷ b	۴۲۲/۱±۱۴/۳ a	۴۳۳/۶±۱۴/۰ a
کلروفیل کل (µg/gFW)	۱۲۲۴/۹±۳۲/۵ c	۱۳۰۵/۶±۳۸/۵ b	۱۳۴۸/۸±۳۵/۰ a
نسبت کلروفیل a/b	۲/۲۸۴±۰/۰۹۲ a	۲/۱۲۲±۰/۱۰۴ b	۲/۰۹۷±۰/۰۹۳ b
کاروتنوئید (µg/gFW)	۴۱۷/۵±۶/۶ a	۳۹۵±۸/۳ ab	۳۸۳/۴±۸/۸ b
فعالیت کاتالاز (unit/ml)	۱/۳۰۸±۰/۱۳۹ a	۱/۱۷۲±۰/۱۰۲ ab	۱/۱۱۷±۰/۰۸۲ b
پرویلین (µg/gFW)	۳/۲۹۴±۰/۴۵۰ a	۲/۹۹۹±۰/۳۸۲ ab	۲/۷۶۴±۰/۳۴۷ b

حروف انگلیسی متفاوت در ردیف بیانگر وجود اختلاف معنی دار می باشند.

سایه، تغییرات اندکی در فعالیت این آنزیم در نهال‌های تیمار شده با رطوبت ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی برای شدت‌های مختلف سایه‌اندازی دیده شد. حداکثر فعالیت این آنزیم در نهال‌های تحت تیمار ترکیبی رطوبت ۲۰ درصد ظرفیت زراعی و بدون سایه و حداقل آن در رطوبت ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی فارغ از شدت سایه‌اندازی مشاهده شد.

شرایط به نسبت مشابهی برای فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نهال‌های بنه مورد تحقیق مشاهده شد، اما با افزایش رطوبت روندی کاهشی داشت (شکل ۱). افزایش رطوبت سبب کاهش اثرگذاری سایه بر فعالیت کاتالاز شد و به رغم کاهش شدید فعالیت این آنزیم در نهال‌های تحت تنش خشکی (رطوبت ۲۰ درصد ظرفیت زراعی)، با افزایش



شکل ۱- مقایسه میانگین تیمارهای ترکیبی رطوبت و سایه برای مشخصه‌های غلظت کلروفیل a و فعالیت کاتالاز در برگ نهال بنه

از برگ‌ها نباشد، ممکن است اتلاف اجتناب‌ناپذیر آب هنگامی که روزنه‌ها برای انجام فتوسنتز باز می‌شوند، منجر به کاهش در مقدار محتوای نسبی آب برگ شود (Basra & Basra, 1997). در این پژوهش، کاهش رطوبت خاک باعث کاهش محتوای نسبی آب برگ شد و در تنش با ظرفیت

بحث

محتوای نسبی آب برگ معرف بسیار خوبی از وضعیت آبی سلول گیاه بوده و ابزار مناسبی برای گزینش ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش خشکی است (Schonfeld *et al.*, 1988). اگر تأمین آب از ریشه‌ها منطبق با مقدار اتلاف

توانایی زیاد بنه در مقاومت به تنش خشکی است. لازم به ذکر است که نتیجه موصوف مربوط به آزمایشات انجام شده پس از حدود یک ماه از اعمال تیمارهای رطوبتی بود و با افزایش طول دوره تنش، احتمالاً مقدار نشت یونی برگ‌ها افزایش قابل ملاحظه‌ای پیدا خواهد کرد.

کاهش رطوبت خاک باعث کاهش کلروفیل *a*, *b* و پیرو آن‌ها کلروفیل کل در برگ نهال بنه شد. این اثر منفی بیشتر به وسیله Mirzaei (۲۰۱۱) و Ranjbar Fordoei و همکاران (۲۰۰۰) در بنه گزارش شده بود. تنش خشکی سبب تجزیه کلروفیل و کاهش محتوای آن در برگ می‌شود (Anjum et al., 2011). کاهش مقدار کلروفیل در شرایط تنش خشکی می‌تواند به عنوان یک عامل محدودکننده غیرروزنه‌ای به حساب آید (Behra et al., 2002). اگرچه تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار نسبت کلروفیل *a/b* در سطح اطمینان ۹۵ درصد نشد (این افزایش در سطح ۹۰ درصد معنی‌دار بود)، اما کاهش کلروفیل *b* به مراتب شدیدتر از کلروفیل *a* رخ داد، زیرا در اثر تنش خشکی مقدار کمپلکس پروتئینی موجود در فتوسیستم II به شدت کاهش پیدا می‌کند (Alberte & Thornber, 1977). سایه با اثر هم‌زمان بر رطوبت خاک و مقدار نور دریافتی نهال‌ها ضمن کاهش بازدارندگی نوری، باعث افزایش کلروفیل نهال‌های تحت تنش شد. افزایش کلروفیل نهال‌های پرورش یافته در سطوح بالاتر رطوبتی به علت تلاش آنها برای دریافت نور بیشتر بود و این افزایش در کلروفیل *b* بیشتر از کلروفیل *a* رخ داد. این نظریه توسط تحقیقات فراوانی پشتیبانی می‌شود (Huang et al., 2009; Montanaro et al., 2008). افزایش بیشتر کلروفیل *b* نسبت به کلروفیل *a* در نهال‌های تحت سایه به دلیل سرمایه‌گذاری بیشتر در LHC در مقایسه با سیستم‌های نوری می‌باشد. در این برگ‌ها LHC بیشتر در گرانای بزرگ کلروپلاست آنها واقع شده است (Evans, 1988). این افزایش سبب شده که نسبت کلروفیل *a/b* با افزایش سایه روند کاهشی ملموس داشته باشد.

تنش خشکی باعث افزایش محتوای کاروتنوئید در برگ‌های نهال بنه شد. کاروتنوئیدها شامل بتاکاروتن و

زراعی ۲۰ درصد و شرایط نور کامل، به حدود ۶۸ درصد رسید. این نتیجه با نتایج Joulai Manesh (۲۰۱۱) و Ben Hamed و همکاران (۲۰۱۶) مطابقت داشته و نشان‌دهنده توانایی زیاد بنه در حفظ محتوای نسبی آب برگ در مقایسه با سایر گیاهان است. سایه با کاهش دمای زیر سایه‌بان از طریق کاهش تابش و کاهش دمای خاک به حفظ رطوبت خاک کمک کرده و باعث افزایش محتوای نسبی آب برگ در تمام واحدهای آزمایشی مورد تحقیق صرف‌نظر از مقدار رطوبت خاک شد. این مسئله هنگام آبیاری گلدان‌ها کاملاً مشهود بود، به نحوی که نهال‌های قرار گرفته در سایه به طور معمول به آب کمتری برای رسیدن به وزن هدف نیاز داشتند. در پژوهش پیش‌رو، کاهش رطوبت خاک سبب تحریک تولید اسمولیت‌ها به‌ویژه پرولین به‌منظور حفظ پتانسیل اسمزی سلول و جلوگیری از متلاشی شدن دیواره سلولی شد. تنش خشکی باعث تجزیه و کاهش غلظت پروتئین‌ها در برگ‌های بالغ شد و در نتیجه اسیدهای آمینه آزاد از جمله پرولین افزایش یافت. در واقع، تجمع پرولین سبب سازگاری از طریق اسمزی می‌شود و به عنوان موادی برای بازسازی ترکیبات ثانویه مورد استفاده قرار می‌گیرد (Basra & Basra, 1997). نتیجه به‌دست آمده با نتایج Joulai Manesh (۲۰۱۱) و Mirzaei (۲۰۱۱) مطابقت داشته و نقش بیشتر پرولین در مقایسه با سایر اسمولیت‌ها نظیر قندهای محلول در گونه بنه را نشان می‌دهد. لازم به ذکر است که به‌رغم روند صعودی غلظت قندهای محلول در برگ نهال بنه به موازات کاهش رطوبت خاک، تفاوت معنی‌داری میان تیمارهای مختلف رطوبت خاک مشاهده نشد. سایه باعث کاهش محتوای پرولین برگ بنه شد که این کاهش در راستای نیاز کمتر به تنظیم اسمزی به موازات افزایش محتوای نسبی برگ قابل توجیه است (Duan et al., 2005).

تجمع پرولین و احتمالاً سایر اسمولیت‌ها سبب شد که مقدار نشت یونی تفاوت قابل ملاحظه‌ای در تیمارهای مختلف رطوبت نداشته باشد. این نتیجه نیز با گزارش Joulai Manesh (۲۰۱۱) مطابقت داشته و نشان‌دهنده

همکاران (۲۰۰۰) و Mirzaei (۲۰۱۱) در مورد بنه مطابقت داشته و چنانچه گفته شد، دلیل آن تلاش نهال برای کاهش خسارت رادیکال‌های اکسیژن حاصل از تنش فتواکسیداتیو می‌باشد. سایه با کاهش تنش فتواکسیداتیو و پیرو آن کاهش نیاز به حذف رادیکال‌های اکسیژن (Duan *et al.*, 2005)، مقدار فعالیت آنزیم کاتالاز را در برگ نهال بنه کاهش داد. این اثر سایه بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان پیشتر توسط Huang و همکاران (۲۰۰۸) و Li (۲۰۱۱) در گونه‌های مختلف درختی گزارش شده است.

با توجه به نتایج این پژوهش به نظر می‌رسد که برای توجیه رفتار نهال بنه به اثرات هم‌زمان رطوبت و سایه در تنش خشکی شدید، تئوری دوم (نقش تعدیل‌کننده سایه) مناسب‌تر است. چنانچه سایه باعث کاهش عوارض ناشی از تنش خشکی بر نهال‌های بنه و کاهش تحریک نهال برای ایجاد سازوکارهای مقاومت در برابر تنش شده و احتمالاً بهترین توضیح برای وابستگی نهال‌های بنه به گیاهان پرستار در رویشگاه‌های این گونه به‌شمار می‌رود. با این اوصاف، چنانچه مشاهده شد این اثر چندان شدید نبوده و تغییرات رطوبت اثرات بسیار شدیدتری بر مشخصه‌های فیزیولوژی نهال بنه دارد که حاکی از اهمیت بسیار زیاد این عامل در تعیین آشیان اکولوژیک این گونه است. با این حال، در نهالستان‌ها و جنگل‌کاری‌های مناطق خشک می‌توان استفاده از سایبان‌های طبیعی و مصنوعی را به‌منظور کاهش عوارض تنش خشکی بر نهال‌های بنه مورد توجه قرار داد، گرچه برای درک اثر تنش خشکی و برهمکنش آن با نور بر زنده‌مانی و فرایندهای مرتبط با رشد و تولید، اجرای پژوهش‌های درازمدت در مورد زادآوری‌ها در رویشگاه‌های طبیعی این گونه ضروری به‌نظر می‌رسد.

References

- Alberte, R.S. and Thornber, J.Ph., 1977. Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplast of maize. *Plant Physiology*, 59: 351-353.
- Amini, Z. and Haddad, R., 2013. Role of

گزانتوفیل‌ها آنتی‌اکسیدان‌های چربی‌دوست با وزن مولکولی کم در کلروپلاست هستند که غشاهای کلروپلاستی را در مقابل تنش اکسیداتیو محافظت می‌کنند. کاروتنوئیدها علاوه بر نقش ساختمانی و جذب نور می‌توانند به‌صورت مستقیم اکسیژن یگانه را غیرفعال کنند و یا از طریق فرونشاندن کلروفیل برانگیخته شده، به‌صورت غیرمستقیم از تشکیل اکسیژن یگانه جلوگیری کرده و بدین ترتیب دستگاه فتوسنتزی را از شروع پراکسیداسیون لیپیدی محافظت می‌کنند (Munne-Bosch & Penuelas, 2003). در تحقیقات Joulaei Manesh (۲۰۱۱) نیز به‌رغم نبود اثر معنی‌دار تنش خشکی بر محتوای کلروفیل و کاروتنوئید نهال‌های بنه، نسبت کلروفیل به کاروتنوئید به دلیل افزایش کاروتنوئید و کاهش کلروفیل به‌طور معنی‌داری کاهش پیدا کرد. در مقابل، سایه به‌طور معنی‌داری باعث کاهش محتوای کاروتنوئید برگ شد. Huang و همکاران (۲۰۰۸) دلیل این اثر سایه را نیاز کمتر برای وجود مکانیسم‌های محافظت نوری در گیاهان تحت تنش و تمایل برای جذب بیشتر نور در گیاهان روییده در شرایط رطوبتی مناسب با سرمایه‌گذاری بیشتر در تولید کلروفیل می‌دانند.

زمانی‌که مقدار رادیکال‌های آزاد در داخل سلول بیشتر از آنتی‌اکسیدان‌ها باشد، صدمات بالقوه‌ای بر سلول‌ها و بافت‌ها وارد می‌شود. این رادیکال‌ها که مهم‌ترین آنها شامل سوپراکسید، پراکسید هیدروژن، رادیکال هیدروکسیل و اکسیژن یگانه می‌شوند، در تعدادی از اجزاء سلولی مانند میتوکندری، کلروپلاست، میکروزوم و آپوپلاست یافت می‌شوند (Kafi *et al.*, 2012). آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نقش مهمی در مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از پیری و شرایط نامساعد محیطی دارند (Amini & Haddad, 2013). کاتالاز از جمله آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان است که در تمام سلول‌های زنده وجود دارد و پراکسید هیدروژن را به‌سرعت به آب و اکسیژن می‌شکند. در واقع، کاتالاز از پراکسید هیدروژن به‌عنوان سوبسترا استفاده می‌کند (Goel *et al.*, 2003). در این پژوهش تنش خشکی باعث افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز شد. این نتیجه با نتایج Ranjbar Fordoei و

- Duan, B., Lu, Y., Yin, C., Junttila, O. and Li, C., 2005. Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations. *Physiologia Plantarum*, 124: 476-484.
- Epron, D. and Dreyer, E., 1992. Effects of severe dehydration on leaf photosynthesis in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. photosystem II efficiency, photochemical and non-photochemical fluorescence quenching and electrolyte leakage. *Tree Physiology*, 10: 273-284.
- Evans, J.R., 1988. Acclimation by thylakoid membranes to growth irradiance and the partitioning of nitrogen between soluble and thylakoid proteins. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 93-106.
- Goel, A., Coel, A.K. and Sheran, J.F., 2003. Changes in oxidative stress enzymes during artificial aging in cotton seeds. *Journal of Plant Physiology*, 160: 1093-1100.
- Huang, X., Yin, Ch., Duan, B. and Li, Ch., 2008. Interactions between drought and shade on growth and physiological traits in two *Populus cathayana* populations. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(7): 1877-1887.
- Irigoyen, J.J., Eimeric, D.W. and Sanchez-Diaz, M., 1992. Water stress induced changes in concentrations of Proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiologia Plantarum*, 84(1): 58-60.
- Jahanpour, F.A., Fatahi, M. and Karamian, R., 2010. Studying the influence of light on surviving of pistachio saplings in Lorestan province. *Iranian Journal of Forest*, 3(2): 91-98 (In Persian).
- Johnson, N.L., 1949. Systems of frequency curves generated by methods of translation. *Biometrika*, 36(1/2): 149-176.
- Joulaei Manesh, N., 2011. Study on anatomical, physiological and biochemical responses of Atlas mastic tree (*Pistacia atlantica* subsp. *mutica*) seedlings under drought stress. M.Sc. thesis, Faculty of Agriculture and Natural Resources, Yasouj University, Yasouj, 64p (In Persian).
- Kafi, M., Borzoe, A., Salehi, M., Kamandi, A., Masoumi, A. and Nabati, J., 2012. *Physiology of Environmental Stress in Plants*. Published by Jihad-e-Daneshgahi of Mashhad, Mashhad, 502p (In Persian).
- photosynthetic pigments and antioxidant enzymes against oxidative stress. *Journal of Cellular and Molecular Researches*, 26(3): 251-265 (In Persian).
- Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L.C., Saleem, M.F., Man, C. and Lei, W., 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6: 2026-2032.
- Anonymous, 2016. Meteorological data of Karaj climatology station (2004-2014). Iran Meteorological Organization. Available at: www.irimo.ir (In Persian).
- Ashton, M.S., Singhakumara, B.M.P. and Gamage, H.K., 2006. Interaction between light and drought affect performance of Asian tropical tree species that have differing topographic affinities. *Forest Ecology and Management*, 221: 42-51.
- Basra, A.S. and Basra, R.K., 1997. *Mechanism of Environmental Stress Resistance in Plants*. Harward Academic Publishers, Harward, 407p.
- Bates, I.S., Waldern, R.P. and Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free Proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39: 205-207.
- Beers, R.F.Jr. and Sizer, I.W., 1952. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *Journal of Biological Chemistry*, 195: 133-140.
- Behra, R.K., Mishra, P.C. and Choudhur, N.K., 2002. High irradiance and water stress induce alteration in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. *Journal of Plant Physiology*, 159: 967-973.
- Ben Hamed, S., Lefi, E. and Chaieb, M., 2016. Physiological responses of *Pistacia vera* L. versus *Pistacia atlantica* Desf. to water stress conditions under arid bio climate in Tunisia. *Scientia Horticulturae*, 203: 224-230.
- Boyer, J.S., 1968. Measurement of the water status of plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 9: 351-363.
- Callaway, R.M., Pennings, S.C. and Richards, C.L., 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84: 1115-1128.
- Caspersen, J.P. and Kobe, R.K., 2001. Interspecific variation in sapling mortality in relation to growth and soil moisture. *Oikos*, 92: 160-168.

- 630-638 (In Persian).
- Owji, M.Gh. and Hamzepour, M., 2003. Comprehensive study on Baneh (*Pistacia atlantica*) experimental forest of Fars province of Iran. Iranian Journal of Forest and Poplar Research, 10(1): 283-308 (In Persian).
 - Ranjbar Fordoei, A., Samson, R., Van Damme, P. and Lemeur, R., 2000. Effect of drought stress induced by polyethylene glycol on pigment content and photosynthetic gas exchange of *Pistacia khinjuk* and *P. mutica*. Photosynthetica, 38(3): 443-447.
 - Sack, L. and Grubb, P.J., 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. Oecologia, 131: 175-185.
 - Schall, P., Lödige, C., Beck, M. and Ammer, C., 2012. Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. Forest Ecology and Management, 266: 246-253.
 - Schonfeld, M.A., Johnson, R.C., Carver, B.F. and Mornhinweg, D.W., 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. Crop Science, 28: 526-531.
 - Smith, T.M. and Huston, M.A., 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. Vegetatio, 83: 49-69.
 - Valladares, F. and Pearcy, R., 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Nino year. Plant Cell Environment, 25: 749-759.
 - Li, Y., Zhao, H., Duan, B.L., Korpelainen, H. and Li, Ch., 2011. Effect of drought and ABA on growth, photosynthesis and antioxidant system of *Cotinus coggygria* seedlings under two different light conditions. Environmental and Experimental Botany, 71: 107-113.
 - Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids-pigments of photosynthetic bio membranes: 350-382. In: Packer, L. and Douce, R. (Eds.). Methods in Enzymology, Vol. 28, Plant Cell Membranes. Academic Press, London, 762p.
 - Mirzaei, J., 2011. Identification of Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Pistacia atlantica* and *P. khinjuk* in Ilam province and their effects on seedlings growth under drought stress. Ph.D. thesis, Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, 157p (In Persian).
 - Montanaro, G., Dichio, B. and Xiloyannis, C., 2009. Shade mitigates photo inhibition and enhances water use efficiency in kiwi fruit under drought. Photosynthetica, 47(3): 363-371.
 - Munne-Bosch, S. and Penuelas, J., 2003. Photo- and antioxidant protection during summer leaf senescence in *Pistacia lentiscus* L. grown under Mediterranean field conditions. Annals of Botany, 92: 385-391.
 - Negahdar Saber, M.R. and Abbasi, A.R., 2010. Impacts of ground cover vegetation on natural regeneration of wild pistachio (*Pistacia atlantica*) (case study: wild pistachio experimental forest, Fars province). Iranian Journal of Forest and Poplar Research, 18(4):

Shade role in facilitation drought stress symptoms on physiology of mount Atlas mastic (*Pistacia atlantica* Desf.) seedlings

M.H. Sadeghzadeh Hallaj¹, D. Azadfar^{2*}, H. Mirzaei Nodoushan³, M.H. Arzanesh⁴ and M. Tohidfar⁵

1- Ph.D. Student Silviculture and Forest Ecology, Faculty of Forest Sciences, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran

2*- Corresponding author, Associate Prof., Department of Silviculture and Forest Ecology, Faculty of Forest Sciences, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. E-mail: azadfar.d@gmail.com

3- Prof., Research Institute of Forests and Rangelands, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran

4- Assistant Prof., Research Division of Soil and Water, Golestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Gorgan, Iran

5- Associate Prof., Department of Biotechnology Engineering, Faculty of New Technologies and Energy Engineering, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran

Received: 09.11.2016

Accepted: 05.12.2016

Abstract

This investigation was carried out in Albroz research station complex (Karaj, Iran) during 2014 summer. Mount Atlas mastic (*Pistacia atlantica* Desf.) seedlings were treated by drought (moderate, severe and without drought stress) and shading (low, moderate and without shade) factors in a split plot experiment based on a randomized complete block design. After one month, physiological characteristics of leaves including RWC, soluble sugars, proline and pigments content, catalase enzyme activity and ion leakage were studied. Drought stress caused severe decrease in RWC and a, b and total chlorophyll contents. In contrast, shade by ameliorating drought stress significantly increased these parameters. Drought induced tolerance mechanisms in saplings and increased proline and carotenoid content while shade decreased these parameters significantly as well as a to b chlorophyll ratio. Interaction of drought and shade was significant for a chlorophyll and catalase activity, suggested that, drought treatments showed different responses to shade. Overall, results revealed positive effect of shade on drought induced saplings.

Keywords: Chlorophyll, osmolites, photooxidative stress, pigments.