نشریه علوم باغبانی (علوم و صنایع کشاورزی)
جلد ۲۶، شماره ۴، زمستان ۱۳۹۱ ، ص. ۴۱۶-۴۰۹
شاپا: ۴۷۳۰ - ۲۰۰۸

Journal of Horticultural Science
Vol. 26, No. 4, Winter 2013, P. 409-416
ISSN: 2008 - 4730

بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی چهار گونه گوجه فرنگی به تنش خشکی

محسن محمودنیا میمند[1*]- محمد فارسی[2]- سید حسن مرعشی[3]- پرویز عبادی[4]

تاریخ دریافت:۱۳۹۰/۸/۱۹
تاریخ پذیرش:۱۳۹۱/۶/۸

چکیده

مطالعه پاسخ فیزیولوژیکی گوجه فرنگی زراعی به عنوان یک گیاه مدل مطلوب، همراه با گونه‌های وحشی مقاوم به خشکی آن در شرایط تنش کم آبی، می‌تواند به درک بهتر مکانیسم‌های مقاومت به خشکی و همچنین اصلاح گوجه‌فرنگی زراعی کمک کند. به منظور بررسی اثر تنش خشکی بر روی محتوای آب نسبی برگ، میزان نشت الکترولیت و پارامترهای فتوسنتزی در چهار گونه گوجه‌فرنگی (یک گونه زراعی و سه گونه وحشی) در دو سطح آبیاری (ظرفیت زراعی و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی) و چهار دوره زمانی (قبل از تنش، ۱۰ روز بعد از تنش، ۲۰ روز بعد از تنش و بازیابی) آزمایشی فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی با سه تکرار در اتاقک رشد انجام شد. نتایج نشان داد که محتوای آب برگ گیاهان گوجه‌فرنگی در حین تنش به طور معنی‌داری کاهش می‌یابد، اما بعد از بازیابی دوباره به حالت اولیه باز می‌گردد. در بین گونه‌های مورد آزمایش گونه زراعی بیشترین کاهش محتوای نسبی آب برگ را نشان داد. میزان نشت الکترولیت در شرایط تنش نسبت به عدم تنش افزایش معنی‌داری داشت. گونه زراعی و گونه وحشی مقاوم *pennellii* کم‌ترین تغییر نشت الکترولیت را نشان دادند. میزان نشت الکترولیت گونه *pennellii* بعد ازآبیاری مجدد کاهش یافت و به شرایط طبیعی بازگشت که این نشان دهنده قدرت بالای این گونه در حفظ و بازیابی غشای سلولی است. میزان فتوسنتز و عملکرد کلروفیل فلورسانس در دو گونه وحشی مقاوم به خشکی بر خلاف گونه زراعی در تنش افزایش یافت. نتایج نشان داد که هر یک از گونه مورد بررسی با توجه به مکانیسمی که جهت مقابله با تنش خشکی استفاده می‌کند در یک یا چند خصوصیت نسبت به سایر گونه‌ها برتری دارند. بنابراین پشنهاد می‌شود جهت بررسی‌های آتی (مولکولی) برای خصوصیات مختلف از گونه‌های متفاوت استفاده شود.

واژه‌های کلیدی: خشکی، گوجه‌فرنگی، محتوای نسبی آب برگ، نشت الکترولیت، فتوسنتز، عملکرد فلورسانس کلروفیل

مقدمه

تقریبا ۷۰درصد پتانسیل عملکرد گیاهان در شرایط نامطلوب فیزیکی و شیمیایی محیطی، حتی در سیستم‌های کشاورزی توسعه یافته، از بین می‌رود. در بین عوامل کاهنده عملکرد، خشکی یا کمبود آب، شدیدترین و پیچیده‌ترین عامل محدود کننده رشد و نمو گیاهان و تهدید کننده امنیت غذایی محسوب می‌شود که به تنهائی مسبب ۴۵درصد از کاهش عملکرد محصولات زراعی است. فشار ناشی از افزایش جمعیت و خشکی‌های متوالی در آینده و رقابت بین کشاورزی و صنعت بر سر منابع آب به محدود شدن هرچه بیشتر منابع آب در دسترس برای کشاورزی منجر خواهد شد. اصلاح ارقام جدید که توانایی رشد در اراضی و شرایط نامطلوب کشاورزی را داشته باشند می‌تواند راهکاری مناسب جهت افزایش تولیدات کشاورزی و تدبیری برای استفاده بهینه از منابع آبی محدود به حساب آید (۸).

تا کنون بر خلاف تلاش‌های زیاد انجام شده به منظور بهبود کارایی گیاهان در شرایط تنش، موفقیت‌های اندکی حاصل شده است که یکی از دلایل اصلی آن عدم آگاهی کامل از مکانیسم‌های خسارت تنش و مقاومت در گیاهان می‌باشد. پاسخ به تنش‌ها (از جمله خشکی) با شناسایی تنش توسط گیاه آغاز می‌شود و این امر باعث فعال شدن مسیرهای انتقال پیام برای انتقال اطلاعات به تک تک سلول‌ها و در سرتاسر گیاه می‌شود. در نهایت، تغییراتی در بیان ژن‌ها انجام خواهد شد و با پاسخ سازگاری گیاه به تغییر در رشد و نمو کامل می‌شود. اطلاع دقیق و جزئی از این مکانیسم‌ها جهت اصلاح و بهبود کارایی گیاه در شرایط تنش الزامی است (۱۲).

در میان ویژگی‌های فیزیولوژیک، وضعیت آب برگ، پایداری غشاء، تغییرات فتوسنتز و عوامل مرتبط با آن از اهمیت ویژه‌ای برخوردارند. محتوای بالاتر آب نسبی برگ (RWC)[5]، به معنی توانایی برگ در حفظ مقادیر بیشتر آب در شرایط تنش است. محتوای نسبی

۱، ۲، ۳ و ۴- به ترتیب دانشجوی دکتری، استاد، دانشیار و دانشجوی کارشناسی ارشد گروه بیوتکنولوژی و به نژادی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد
(*- نویسنده مسئول: Email: mmahmoodnia@yahoo.com)

5 - Relative Water Content

آب بالاتر برگ ممکن است از طریق قابلیت تنظیم اسمزی و با توانایی ریشه در جذب آب حاصل شود. کاستریلو و تروجیلو (۹) همبستگی مثبتی را بین محتوای نسبی آب برگ و غلظت کلروفیل، پروتئین و فعالیت رابیسکو در گیاه لوبیا مشاهده کردند. باتوجه به نقش کلروفیل و پروتئین در حفظ فتوسنتز و مقاومت به خشکی، می‌توان از محتوای نسبی آب برگ به عنوان یک شاخص در جهت مقاومت به خشکی استفاده کرد (۳). رودریگو و همکاران(۱۸) نیز بیان داشته‌اند که محتوای نسبی آب برگ ممکن است تعادل بین آب تأمین شده برای برگ و سرعت تعرق را بهتر از سایر اجزاء روابط آبی منعکس کند، لذا آنرا شاخص مناسبی برای نشان دادن وضعیت آبی برگ دانسته‌اند و از آن به عنوان یکی از بهترین شاخص‌ها برای تمایز بین ارقام حساس و غیر حساس گوجه فرنگی یاد کردند.

میزان هدایت الکتریکی در محیط آبی خسارت تنش خشکی را به غشاء سلولی نشان می‌دهد و میزان پایداری غشاء سلولی به خوبی با تحمل سایر فرآیندهای گیاهی به تنش از جمله فتوسنتز مرتبط است و به عنوان شاخصی از تحمل به تنش ارائه شده‌است (۱۹). به نظر می‌رسد که پایداری غشاء سلولی در تنش‌ها با سنتز پروتئین‌های شوک گرمایی و ویژگی‌های سیستم فتوسنتزی، از جمله آنزیم‌های کلیدی و غشاهای تیلاکوئیدی مرتبط است و غشاء سلولی که پایداری خود را در طی تنش حفظ می‌کند، نقش محوری در تحمل به خشکی دارد (۶). سینگ و همکاران(۲۰) با بررسی پایداری غشاء سلولی تحت تنش خشکی در گیاهچه‌های ۹ ژنوتیپ گندم دریافتند که درصد کاهش عملکرد با میزان خسارت به غشاء سلولی مرتبط می‌باشد.

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین موانع محیطی در برابر فتوسنتز است. قدرت گیاه در حفظ فتوسنتز، محتوای نسبی آب برگ و ظرفیت فتوسنتزی می‌تواند از مهم‌ترین عوامل موثر در مقاومت به خشکی باشد (۱۷). به طور کلی مطالعه روند فتوسنتز و فلورسانس کلروفیل در کنار وضعیت آبی و پایداری غشاء در شرایط تنش خشکی می‌تواند دیدگاه‌های فیزیولوژیک مناسبی را برای محققین در توجیه رفتار گیاهان در مواجهه با تنش خشکی فراهم سازد.

گوجه فرنگی (*Lycopersicon esculentum Mill.*) گیاهی دیپلوئید با ۲۴ کروموزوم می‌باشد که به عنوان یک سیستم گیاهی ایده ال برای مطالعات گیاهی مختلف شناخته می‌شود. محدودیت تنوع ژنتیکی در بین گونه زراعی و بیشتر ارقام تجاری این گیاه که حساسیت متوسطی به تنش‌های مختلف نشان می‌دهند برای تحمل تنش‌های غیر زیستی یک مشکل می‌باشد. خوشبختانه منابع تحمل ژنتیکی (یا مقاومت) به تنش‌های مختلف غیر زیستی در بین گونه‌های وحشی خویشاوند وجود دارد که می‌توانند برای اصلاح گوجه فرنگی مقاوم استفاده شوند (۷ و ۱۲). این تحقیق با هدف شناسایی و ارتباط بین صفات فیزیولوژیک با تحمل به تنش خشکی در چهار گونه مختلف گوجه فرنگی انجام شد که در نهایت می‌توان با شناسایی و استفاده از مکانیسم مقاومت در آن‌ها جهت اصلاح گوجه زراعی اقدام کرد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی: گیاهان مورد استفاده در این آزمایش شامل گونه زراعی گوجه فرنگی (*Licopersicum esculentum*) و سه گونه وحشی گوجه فرنگی *(L. pennellii, L. chilense, L. hirsutum)* بود. بذر این گیاهان از مرکز TGRC[1] (امریکا) و AVRDC[2] (تایوان) تهیه گردید. گونه‌های وحشی *pennellii* و *chilense* به عنوان گونه‌های مقاوم به خشکی شناخته می‌شوند.

کشت بذر: ابتدا بذرها در درون پتری دیش و روی کاغذ صافی کشت شدند و بعد از جوانه زنی به درون گلدان‌های پلاستیکی ۱/۵ کیلویی حاوی خاک، ماسه، ورمیکولیت و خاک برگ (به نسبت مساوی) انتقال یافتند. گلدان در درون اتاقک رشد مدل Conviron و با دمای ۲۵ درجه سانتیگراد و رطوبت ۵۰ درصد و روشنایی ۱۶ ساعته و شدت نور ۳۰۰ $\mu mol\ m^{-2}$ قرار گرفتند.

تیمار گیاهان: آبیاری گیاهان با وزن کردن هر روز گلدان‌ها و به مقدار ظرفیت مزرعه‌ای انجام شد و تا هفت هفته پس از انتقال به اتاق رشد ادامه یافت. سپس گیاهان به دو دسته تحت تنش و عدم تنش تقسیم شدند که گیاهان عدم تنش مطابق قبل و به میزان ظرفیت مزرعه‌ای و گیاهان تحت تنش به مقدار ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای آبیاری شدند (برای بدست آوردن ظرفیت مزرعه‌ای، ابتدا وزن سه گلدان و خاک درون آن اندازه‌گیری شد سپس تا حد اشباع به خاک گلدان‌ها آب اضافه شد. بعد از گذشت تقریبا ۴۸ ساعت و خارج شدن آب اضافی از ته گلدان‌ها و رسیدن به حد ظرفیت مزرعه‌ای دوباره وزن گلدان‌ها اندازه‌گیری شد. سطح گلدان‌ها توسط فویل آلومنیومی پوشانده شد تا خروج آب فقط از طریق نیروی ثقل انجام شود. تفاضل این دو وزن مقدار ظرفیت مزرعه‌ای را نشان می‌دهد). آزمایش مورد استفاده فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی، با چهار گونه گیاهی در دو سطح آبیاری در سه تکرار (هر گلدان حاوی یک گیاه به عنوان یک تکرار) بود. نمونه‌های گیاهی لازم جهت آزمایش، قبل از تنش، ۱۰ و ۲۰ روز بعد از شروع تنش و ۱۰ روز بعد از آبیاری مجدد در حد ظرفیت زراعی (بازیابی) گرفته شدند.

اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ: از هر گیاه یک برگ (با وزن تقریبا یکسان) جدا و وزن آن اندازه‌گیری شد. سپس نمونه‌ها درون آب مقطر و در دمای ۴ درجه سانتیگراد به مدت ۲۴ ساعت قرار گرفتند و پس از این مدت، وزن آماس برگ‌ها تعیین شد. آنگاه برگ‌ها در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت قرار گرفتند و سپس

1 - Tomato Genetics Resource Center
2 - Asian Vegetable Research and Development Center

وزن خشک آن‌ها مشخص گردید. در نهایت با استفاده از معادله زیر درصد محتوای نسبی آب برگ تعیین شد (اسمارت و بینگهام، ۱۹۷۴).
۱۰۰× ((وزن خشک – وزن تورژسانس)/(وزن خشک – وزن‌تر)) = درصد محتوای آب نسبی برگ

اندازه‌گیری نشت الکترولیت برگ: از هر گیاه یک برگ به وزن تقریبی ۱۰۰ میلی گرم در ویال‌های شیشه‌ای حاوی ۲۰ میلی‌لیتر آب مقطر انداخته و درب آن‌ها کاملا بسته شد و پس از ۲۴ ساعت در دمای آزمایشگاه میزان نشت اولیه (EL1) با دستگاه هدایت سنج (JENWAY 4510) تعیین شد و سپس نمونه‌ها به مدت نیم ساعت درون اتوکلاو با دمای ۱۲۱ درجه قرار گرفتند و میزان نشت نهایی آن‌ها (EL2) نیز تعیین گردید و آنگاه با استفاده از معادله زیر درصد نشت الکترولیت محاسبه گردید (والنتوویک و همکاران، ۲۰۰۶).

درصد $EL = (EL1 / EL2) \times 100$

اندازه گیری هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز، تعرق و فلورسانس کلروفیل: هدایت روزنه‌ای برگ با استفاده از دستگاه پورومتر، فتوسنتز با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری فتوسنتز (مدل wltz 1000) و عملکرد فلورسانس کلروفیل با استفاده از دستگاه فلورسانس کلروفیل متر(مدل wltz 2000 PAM) و به روش عادت به تاریکی اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری تمام متغیرها در برگ‌های کاملا توسعه یافته صورت گرفت و تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم افزارهای JMP4 و EXCEL انجام شد.

نتایج و بحث

محتوای نسبی آب و درصد نشت الکترولیت در چهار گونه گوجه فرنگی در مراحل مختلف زمانی

در نمونه برداری که قبل از تنش انجام شد، میانگین محتوای نسبی آب برگ در کل نمونه‌ها در حدود ۸۲ درصد بود (جدول ۱). در نمونه برداری دوم یعنی ۱۰ روز بعد از اعمال تنش ۴۰درصد، محتوای آب برگ در نمونه‌های تحت تنش به طور معنی‌داری در مقایسه با شاهد کاهش یافت و میزان آن به ۷۷ درصد رسید در نمونه برداری سوم (۲۰ روز بعد از اعمال تنش) محتوای نسبی آب برگ به ۷۲ درصد و در نمونه برداری ریکاوری میزان آن دوباره افزایش یافت و به حدود ۷۹ درصد رسید که این موضوع می‌تواند بهبود سریع گیاه گوجه فرنگی را پس از رفع تنش و آبیاری مجدد نشان دهد. در بین چهار گونه مورد آزمایش گونه زراعی بیشترین کاهش محتوای آب برگ را در حین تنش نشان داد بطوریکه محتوای آب برگ این گونه قبل از تنش، ۱۰ روز بعد از تنش، ۲۰ روز بعد از تنش و بازیابی به ترتیب در حدود ۸۹، ۷۹، ۶۵ و ۸۰ درصد بود. گونه *hirsutum* تا نمونه برداری ۱۰ روز بعد از تنش، محتوای نسبی آب برگ خود را حفظ کرد ولی در نمونه برداری بعدی (۲۰ روز بعد از تنش) میزان محتوای نسبی آب برگ آن کاهش یافت و در بازیابی دوباره میزان آن افزایش یافت. میزان محتوای نسبی آب برگ این گونه به ترتیب زمان نمونه برداری ۸۱، ۸۱، ۷۴ و ۸۵ درصد بود. دو گونه *pennellii* و *chilense* توانستند تا حد زیادی محتوای نسبی آب برگ را در حین تنش حفظ کنند و از این نظر پایدار بودند بطوریکه محتوای آب برگ گونه *pennellii* در حین مراحل آزمایش به ترتیب ۷۳، ۶۶، ۶۹ و ۶۸ درصد و برای گونه *chilense* ۸۵، ۸۱، ۸۲ و ۸۲ درصد بود (جدول ۱). محققین یکی از مهم‌ترین عوامل حفظ بقاء در شرایط تنش را قدرت بالای گیاه در حفظ آب سلولی می‌دانند. هر عامل فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاهان که در حفظ آب گیاه نقش داشته باشد، می‌تواند یکی از عوامل موثر درمعرفی رقم متحمل باشد (۵ و ۱۸). سانچز– رودریگو و همکاران (۱۸) گزارش کردند که مقایسه محتوای نسبی آب در رقم‌های متفاوت گوجه فرنگی از بهترین شاخص‌ها برای تمایز ارقام حساس و غیرحساس بوده و این پارامتر همبستگی خوبی با سایر پارامترهای فیزیولوژیک نظیر آنتی‌اکسیدان‌ها و شاخص‌های رشدی دارد.

اختلاف بین درصد نشت الکترولیت در گیاهان تحت تنش و گیاهان شاهد معنی دار شد. میزان نشت در کل گیاهان تحت تنش ۴۳ درصد و در گیاهان شاهد ۳۷ درصد بود (جدول ۲). میزان نشت در طول تنش افزایش یافت و در بازیابی تا حدودی ثابت شد بطوریکه میزان میانگین نشت در قبل از تنش، روز دهم، روز بیستم و بازیابی در نمونه‌های تحت تنش به ترتیب ۲۶، ۳۳، ۴۷ و ۴۸ درصد شد. گونه زراعی و گونه *pennellii* کم‌ترین تغییر نشت الکترولیت را در حین تنش نشان دادند با این تفاوت که میزان نشت الکترولیت در گونه *pennellii* بعد از آبیاری مجدد دوباره کاهش یافت و به شرایط طبیعی بازگشت که این نشان دهنده قدرت بالای این گونه در حفظ و بازیابی غشای سلولی است ولی در گونه زراعی میزان نشت بعد از تنش ثابت ماند. گونه *hirsutum* با اینکه میزان نشت بالایی داشت ولی در بازیابی توانست این میزان را ثابت نگه دارد ولی در گونه *chilense* روند افزایش نشت الکترولیت همچنان در بازیابی هم حالت افزایشی خود را ادامه داد (جدول ۲).

در این آزمایش بین گونه‌ها از نظر پایداری غشاء (تفاوت میزان نشت الکترولیت از عدد یک) در حین تنش خشکی تفاوت معنی داری وجود داشت (پایداری غشاء برای گونه زراعی، *pennellii* ،*hirsutum* و *chilense* در حین تنش به ترتیب برابر با ۰/۶۷، ۰/۳۳، ۰/۷۴ و ۰/۵۶ بود) که از این نظر گونه *pennelli* و *chilense* نه تنها توانستند پایداری غشا خود را در حین تنش حفظ کنند بلکه میزان آن را افزایش دادند. همچنین میزان پایداری غشاء در بین گونه‌ها در شرایط آبیاری ظرفیت زراعی نیز تفاوت معنی دار داشت بطوریکه گونه *pennellii* و زراعی بیشترین میزان و گونه *chilense* پایداری حدواسط و گونه *hirsutum* کم‌ترین پایداری را داشتند (میزان

پایداری غشاء در شرایط آبیاری ظرفیت زراعی به ترتیب در این گونه‌ها برابر با ۰/۷۲، ۰/۷۱، ۰/۶۲ و ۰/۴۶ بود). حفظ پایداری غشاء در اندامک‌ها طی شرایط تنش، نشانه‌ای از وجود مکانیزم‌های کنترلی در تحمل به تنش خشکی است. در تنش‌های شدید قسمت‌هایی از فسفولیپیدهای غشاء تغییر حالت داده و ساختار غشاء به ساختار منفذدار تبدیل می‌شود و نشت مواد رخ می‌دهد و باعث افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها و متعاقب آن کاهش شاخص پایداری غشاء سلول در گیاهان مختلف می‌شود (۴). خزاعی گزارش کرده است در شرایط تنش رطوبتی، پایداری غشاء سلولی جزء اصلی تحمل به تنش خشکی در گندم است (۲). در طی بررسی اثر تنش خشکی بر روی چهار رقم سورگوم مشخص شد که میزان پایداری غشاء پلاسمایی در بین ارقام مختلف متفاوت بود و با افزایش تنش آب کاهش یافت و نیز مشخص شد که پایداری غشاء سیتوپلاسمی تحت تاثیر میزان موم اپی‌کوتیکولی، ضخامت کوتیکول و پتانسیل آب برگ‌ها قرار گرفت (۱۶).

هدایت روزنه‌ای، پارامترهای فتوسنتزی و عملکرد فلورسانس کلروفیل

هدایت روزنه‌ای در گیاهان تحت تنش (۲۰mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$) نسبت به عدم تنش (۳۷ mmol H_2O $m^{-2}s^{-1}$) تفاوت معنی داری داشت. در بین ژنوتیپ های مورد آزمایش نیز تفاوت معنی دار بود بطوریکه گونه *chilense* بیشترین هدایت روزنه‌ای (۴۱) و گونه *pennellii* کم‌ترین هدایت روزنه‌ای (۱۵) را داشت گونه زراعی (۳۰) و گونه *hirsutum* (۲۶) هدایت روزنه‌ای حدواسطی داشتند. گونه‌های *chilense* و زراعی با اینکه در شرایط طبیعی هدایت روزنه‌ای بالایی دارند اما در حین تنش روزنه‌ها را بسته و مقدار هدایت روزنه‌ای را به شدت کاهش دادند و با این عمل از اتلاف آب گیاه جلوگیری کرده که این عمل می‌تواند به عنوان یکی از مکانیسم‌های مقاومتی این گیاهان در برابر تنش خشکی محسوب شود. گونه‌های *pennellii* و *hirsutum* بعد از شوک اولیه ناشی از تنش و بستن روزنه‌ها با گذشت زمان در حین تنش دوباره روزنه‌ها را باز کرده و میزان هدایت روزنه‌ای را افزایش دادند که احتمالا با این‌کار میزان تبادلات گازی با محیط و در نتیجه فتوسنتز را افزایش داده که در نهایت باعث افزایش تولید اسمولیت ها و ترکیبات حفظ کننده پتانسیل اسمزی گیاه و انرژی لازم برای مقابله با تنش خشکی می‌گردند (شکل ۱).

میزان فتوسنتز در گونه زراعی و *hirsutum* در حالت تنش (۳/۱۷ در گونه زراعی و ۳/۲۹ میکرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه در گونه *hirsutum*) نسبت به حالت عدم تنش (۵/۲۷ و ۵/۸۸ میکرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه به ترتیب در گونه زراعی و *hirsutum*) کاهش یافت ولی دو گونه وحشی مقاوم در تنش میزان فتوسنتز بیشتری داشتند. در گونه *pennellii* میزان فتوسنتز از ۲/۰۳ در حالت عدم تنش به ۵/۳۶ در شرایط تنش افزایش یافت و این افزایش برای گونه *chilense* از ۲/۸۷ به ۶/۲۲ میکرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه بود (شکل ۲). این دو گونه همچنین در تنش عملکرد فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm: اختلاف فلورسانس لحظه‌ای از حداکثر فلورسانس تقسیم بر فلورسانس حداکثر) بیشتری نسبت به حالت عدم تنش داشتند که نشان دهنده سازگاری سیستم فتوسنتزی این گونه‌ها به شرایط کم آبی است در حالیکه گونه *hirsutum* در تنش با کاهش عملکرد فلورسانس روبرو شد که نشان دهنده تخریب و غیر فعال شدن بخشی از سیستم فتوسنتزی این گونه تحت شرایط تنش می‌باشد. گونه زراعی تفاوت معنی داری در عملکرد فلورسانس در تنش و عدم تنش نشان نداد (شکل ۳). کارایی مصرف آب که از تقسیم میزان فتوسنتز بر میزان تعرق بدست می‌آید، در دو گونه وحشی مقاوم (*pennellii* و *chilense*) در حین تنش افزایش یافت ولی مقدار این پارامتر در گونه وحشی *hirsutum* در حین تنش کاهش نشان داد و در گونه زراعی تغییر معنی داری نشان نداد (شکل ۴). میزان تعرق بجز در گونه *pennellii* که در حین تنش افزایش یافت در بقیه گونه‌ها در حین تنش به طور معنی داری کاهش یافت. احتمالا گونه *pennellii* با افزایش تبادلات گازی و تعرق در حین تنش بر میزان فتوسنتز خود افزوده و با رشد سریع و کاهش دوره رشدی از مواجه شدن با خشکی بلند مدت اجتناب کرده و سیستم فرار را برای مقابله با خشکی بکار می‌گیرد، اما گونه مقاوم *chilense* برای مقابله با کم آبی میزان تبخیر تعرق و هدایت روزنه‌ای را کاهش می‌دهد و با حفظ آب سلولی (همانطور که میزان RWC این گونه در تنش نشان می‌دهد) گیاه را از مواجه شدن با شرایط کم آبی محافظت کرده و سیستم اجتناب را برای مقابله با تنش خشکی بکار می‌گیرد. کاهش رشد گیاهان زراعی در شرایط تنش خشکی به واسطه محدود شدن فتوسنتز صورت می‌گیرد (۱). فعالیت فتوسنتز برگ به عنوان وسیله‌ای مفید برای طبقه‌بندی گیاهان متحمل به خشکی معرفی شده است (۱۵). نتایج این تحقیق نیز این موضوع را تایید می‌کند بطوریکه گونه‌های وحشی مقاوم به خشکی نه تنها توانستند در شرایط تنش کم آبی میزان فتوسنتز خود را حفظ کنند بلکه توانستند آنرا به طور معنی داری افزایش دهند ولی گونه زراعی و گونه وحشی مقاوم به سرمازدگی (*hirsutum*) هر دو در حین تنش با کاهش فتوسنتز و عملکرد کلروفیل فلورسانس مواجه شدند.

وزن خشک اندام هوایی و ریشه

وزن خشک اندام هوایی در سه گونه وحشی در شرایط تنش نسبت به عدم تنش افزایش یافت ولی در گونه زراعی کاهش یافت (شکل ۵). کاهش رشد تحت شرایط تنش آبی در گیاهانی مانند سیب زمینی و گوجه فرنگی مشخص شده بود (۱۰، ۱۳ و ۱۴). فاضلی و همکاران (۱۱) ارقام مقاوم به خشکی در گیاه کنجد را بر اساس

رقم‌هایی که کم‌ترین کاهش بیوماس را در طی دوره تنش خشکی داشتند معرفی کردند. وزن خشک ریشه در تمام چهار گونه مورد آزمایش در شرایط تنش نسبت به عدم تنش کاهش معنی داری داشت. انتظار بر این است که در شرایط کم آبی رشد ریشه گیاهان برای دسترسی به آب مناطق عمیق‌تر و مجاور افزایش یابد ولی با توجه به اینکه این آزمایش در گلدان انجام شد و شرایط آبی تقریبا یکسان در خاک گلدان وجود داشت، دلیلی برای افزایش رشد ریشه برای دسترسی به آب بیشتر وجود نداشت. نسبت وزن خشک اندام هوایی به ریشه در تمام گونه‌های مورد آزمایش در حالت تنش نسبت به عدم تنش افزایش یافت (شکل ۶). در حالیکه این افزایش در گونه *pennellii* بسیار زیاد بود، نشان دهنده این است که گیاهان این گونه هنگامی که در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرند تولید اندام هوایی را افزایش داده و به سرعت چرخه زندگی خود را کامل کرده و از مواجه طولانی مدت با شرایط خشکی فرار می‌کنند.

با توجه به نتایج بدست آمده از این آزمایش هیچ کدام از گونه‌های مورد بررسی در تمام خصوصیات اندازه‌گیری شده دارای برتری کامل نسبت به سایر گونه‌ها نبود، بلکه هر یک در یک یا چند خصوصیت برتری داشت (با توجه به مکانیسم‌های متفاوتی که هر کدام برای مقابله با تنش خشکی استفاده می‌کنند). از آنجا که یکی از اهداف این آزمایش بررسی پاسخ‌های گونه‌های مختلف جنس *lycopersicon* نسبت به تنش کم آبی به منظور تعیین گونه مناسب جهت بررسی‌های مولکولی آتی بود پیشنهاد می‌شود جهت بررسی‌های مولکولی از گونه‌های متفاوت استفاده شود. به طور مثال برای بررسی وضعیت مولکولی در حین باز و بسته شدن روزنه‌ها از گونه *chilense*، برای بررسی وضعیت سیستم فتوسنتزی از گونه *pennellii* (با توجه به این نکته قابل توجه که میزان فتوسنتز و عملکرد فلورسانس کلروفیل در این گونه در شرایط تنش نسبت به عدم تنش افزایش بسیار معنی‌داری داشت) و برای بررسی وضعیت آبی و حفظ فشار اسمزی در سلول‌ها از گونه *chilense* و *hirsutum* استفاده شود. پر واضح است که ابتدا باید این مکانیسم‌ها در گونه زراعی در سطح مولکولی بررسی شود و سپس با مقایسه پاسخ گونه زراعی و گونه وحشی مقاوم اطلاعات جامع و کامل جهت درک بهتر مکانیسم مورد مطالعه برای بهنژادی و اصلاح ارقام مقاوم در آینده بدست آید.

جدول ۱- مقایسه میانگین درصد محتوای آب برگ در گونه‌ها، تیمار آبیاری و مراحل مختلف زمانی

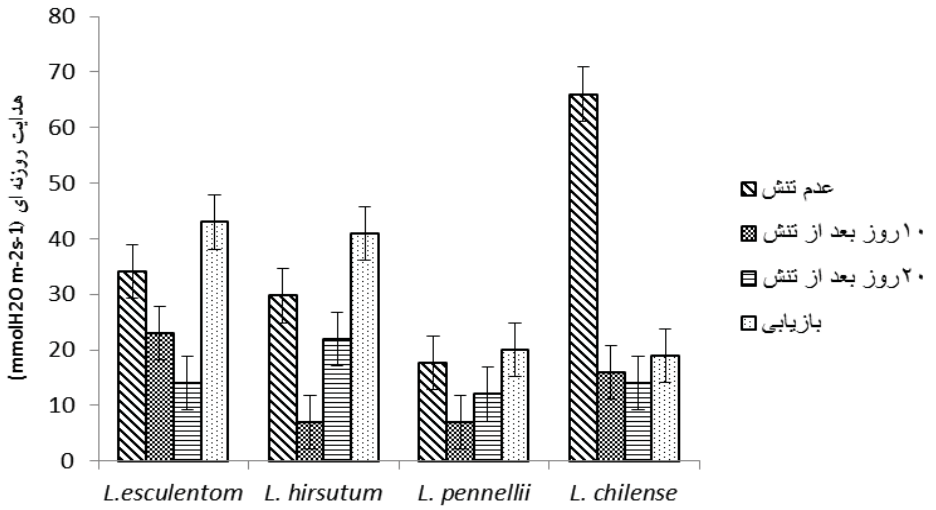
گونه	تیمار آبی	قبل از تنش	۱۰ روز بعد از تنش	۲۰ روز بعد از تنش	بازیابی
L. esculentum	بدون تنش	۸۸/۸±۰/۲۴	۸۳/۷±۲/۹۶	۸۵/۵±۳/۵۱	۷۹/۴±۰/۹۶
	تنش	۸۹/۵±۳/۰۴	۷۹/۵±۳/۲۷	۶۵/۱±۲/۲	۸۰/۵±۱/۰۲
L. pennellii	بدون تنش	۶۹/۲±۰/۴۸	۷۱/۰±۰/۷۱	۶۹/۳±۲/۸۹	۷۰/۹±۱/۸۸
	تنش	۷۳/۵±۱/۹۲	۶۶/۵±۱/۱۱	۶۹/۶±۳/۶۲	۶۸/۸±۱/۵۱
L. chilense	بدون تنش	۸۲/۵±۰/۲۶	۸۱/۵±۰/۳۴	۸۲/۴±۳/۶۸	۸۰/۷±۰/۶۸
	تنش	۸۴/۵±۳/۴۲	۸۱/۵±۱/۳۶	۷۷/۷±۳/۷۵	۸۲/۱±۲/۲۷
L. hirsutum	بدون تنش	۸۵/۲±۶/۷۱	۸۵/۲±۴/۲	۸۴/۳±۰/۸۹	۸۵/۲±۴/۸۶
	تنش	۸۱/۴±۰/۰۶	۸۱/۶±۳/۴۲	۷۴/۵±۲	۸۵/۳±۲/۴۴
میانگین	بدون تنش	۸۱/۴±۲/۶	۸۰/۳±۲	۸۰/۴±۲/۳	۷۹/۱±۱/۹
	تنش	۸۲/۲±۲/۱	۷۷/۳±۲/۲	۷۱/۷±۱/۹	۷۹/۲±۲

LSD درصد۵ = ۷/۶

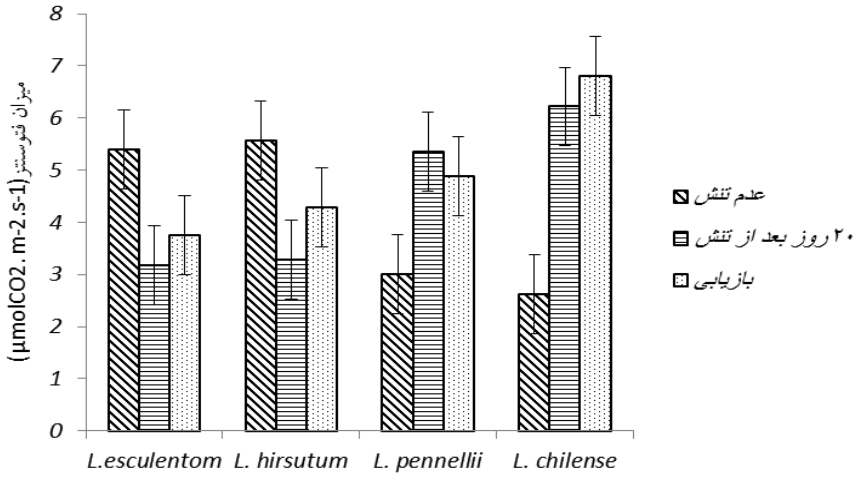
جدول ۲- مقایسه میانگین درصد نشت الکترولیت برگ ($1cm^2$) در گونه‌ها، تیمار آبیاری و مراحل مختلف زمانی

گونه	تیمار	قبل از تنش	۱۰ روز بعد از تنش	۲۰ روز بعد از تنش	بازیابی
L. esculentum	عدم تنش	۲۱/۰±۰/۸۱	۱۴/۷±۲/۶۳	۳۶/۸±۳/۲	۳۷/۰±۳/۷۲
	تنش	۱۷/۱±۰/۴۵	۲۱/۹±۱/۷۱	۳۶/۲±۰/۱	۴۰/۹±۰/۶۶
L. pennellii	عدم تنش	۲۶/۶±۲/۸۲	۱۸/۷±۵	۳۵/۰±۴/۳۱	۳۲/۳±۳/۱۷
	تنش	۱۸/۹±۰/۸۳	۲۰/۵±۰/۶۹	۳۸/۰±۱/۵۴	۲۲/۳±۰/۸۳
L. chilense	عدم تنش	۲۸/۱±۲/۲	۲۹/۰±۵/۶	۳۸/۷±۱/۵۳	۴۸/۶±۰/۳۷
	تنش	۲۴/۳±۱/۳۱	۲۸/۴±۰/۶۶	۴۵/۵±۴/۷	۵۴/۶±۰/۶۵
L. hirsutum	عدم تنش	۴۵/۶±۲/۶۷	۵۸/۴±۱/۶۵	۵۶/۷±۳/۸	۴۸/۹±۶/۵۸
	تنش	۴۳/۲±۰/۳۸	۶۲/۲±۱/۲۱	۶۹/۶±۱/۸۵	۷۲/۰±۴/۹
میانگین	عدم تنش	۳۰/۳±۲/۹۵	۳۰/۲±۵/۴۴	۴۱/۸±۳	۴۱/۷±۲/۸
	تنش	۲۶/۴±۳/۱۳	۳۳/۳±۵/۱۴	۴۷/۳±۴/۱۸	۴۸/۴±۵/۷۴

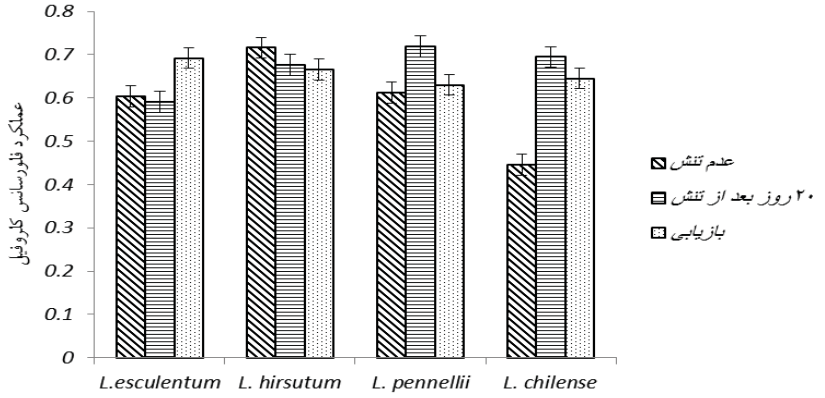
LSD درصد۵ = ۳/۲



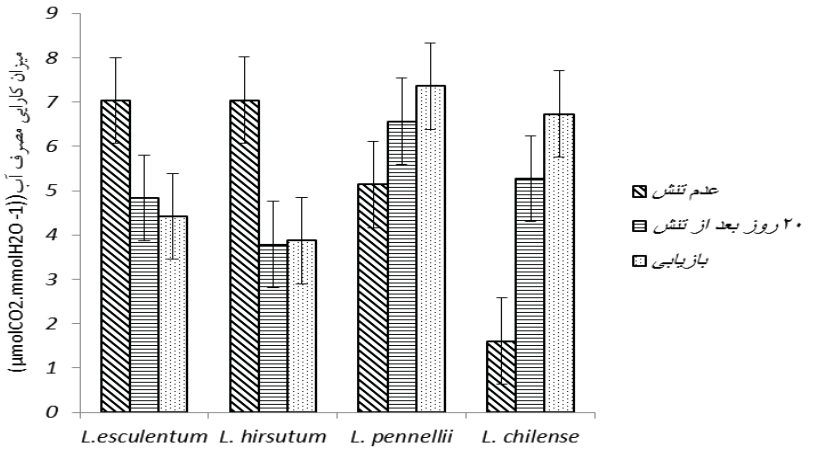
شکل ۱- میزان هدایت روزنه‌ای ($mmol\ H_2O\ m^{-2}s^{-1}$) برگ در گونه‌های مختلف گوجه فرنگی و مراحل مختلف زمانی قبل و بعد از اعمال تنش خشکی و بازیابی. اندازه بارها برابر با حداقل اختلاف معنی دار نمونه‌ها در سطح ۵درصد =α می‌باشد.



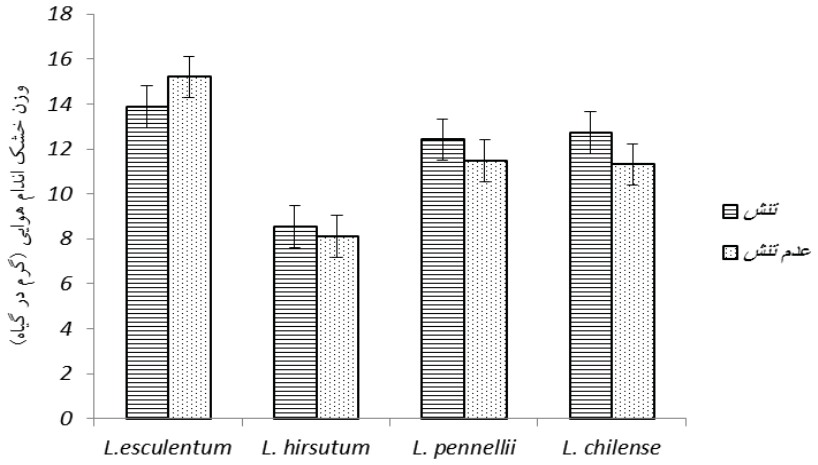
شکل ۲- میزان فتوسنتز($\mu mol\ CO_2.\ m^{-2}.s^{-1}$) برگ در گونه‌های مختلف گوجه فرنگی و مراحل زمانی پس از تنش خشکی و بازیابی. اندازه بارها برابر با حداقل اختلاف معنی دار نمونه‌ها در سطح ۵درصد =α می‌باشد.



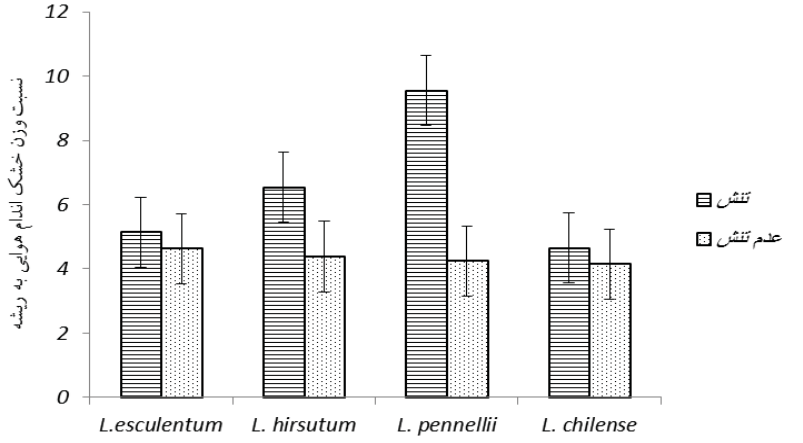
شکل ۳- میزان عملکرد فلورسانس کلروفیل برگ در گونه‌های مختلف گوجه فرنگی و مراحل زمانی پس از اعمال تنش خشکی و بازیابی. اندازه بارها برابر با حداقل اختلاف معنی دار نمونه‌ها در سطح ۵درصد =α می‌باشد.



شکل ٤- میزان کارایی مصرف آب در گونه‌های مختلف گوجه فرنگی و مراحل زمانی پس از اعمال تنش خشکی و بازیابی. اندازه بارها برابر با حداقل اختلاف معنی دار نمونه‌ها در سطح ۵درصد =α می‌باشد.



شکل ٥- وزن خشک اندام هوایی در گونه‌های مختلف گوجه فرنگی تحت تنش و عدم تنش. اندازه بارها برابر با حداقل اختلاف معنی دار نمونه‌ها در سطح ۵درصد =α می‌باشد.



شکل ٦- نسبت وزن خشک اندام هوایی به ریشه در گونه‌های مختلف گوجه فرنگی تحت تنش و عدم تنش. اندازه بارها برابر با حداقل اختلاف معنی دار نمونه‌ها در سطح ۵درصد =α می‌باشد.

منابع

۱- احمدی ع. و بیکر د.آ. ۱۳۷۹. عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای محدود کننده فتوسنتز در گندم در شرایط تنش خشکی. مجله علوم کشاورزی ایران. جلد ۳۱؛ شماره ۴: ۸۲۵-۸۱۳

۲- خزاعی، ح. ۱۳۸۱. اثر تنش خشکی بر عملکرد و خصوصیات فیزیولوژیک ارقام مقاوم و حساس گندم و معرفی مناسب‌ترین شاخص‌های مقاومت به خشکی. پایان نامه دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد.

۳- معصومی ع.، کافی م.، نباتی ج.، خزاعی ح.ر.، داوری ک. و زارع مهرجردی م. ۱۳۹۰. اثر تنش خشکی بر وضعیت آبی و نشت الکترولیت برگ، فتوسنتز و فلورسانس کلروفیل در مراحل مختلف رشدی دو توده بومی کوشیا (*Kochia Scoparia*) در شرایط شور. مجله پژوهش‌های زراعی ایران.

۴- میرجلیلی ع. ۱۳۸۴. گیاهان در محیط‌های تنش زا. انتشارات نوربخش.

5- Abdalla M.M., and El-Khoshiban N.H. 2007. The influence of water stress on growth, relative water content, photosynthetic pigments, some metabolic and hormonal contents of two *Triticium aestivum* cultivars. Journal of Applied Sciences Research, 3(12): 2062-2074.

6- Bewley J. D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. Annu. Rev. Plant Physiol. 30: 195-238.

7- Bhatia P., Ashwath N., Senaratna T., and Midmore D. 2004. Tissue culture studies of tomato (*Lycopersicon esculentum*). Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 78: 1-21.

8- Buchanan B., Gruissem W., and Jones R. L. 2000. Biochemistry & Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD

9- Castrillo M., and Turujillo I. 1994. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity and chlorophyll and protein contents in two cultivares of french bean plants under water stress and rewatering. Photosynthtica J., 30: 175-181.

10- Delfine S., Toggnetti R., Loreto F., and Alvino A. 2002. Physiological and growth responses to water stress in field-grown bell pepper (*Capsicum annuum* L.). J. Hortic. Sci. Biotechnol. 77: 697–704.

11- Fazeli F., Ghorbanli M. and Niknam V. 2007. Effect of drought on biomass, protein content, Lipid peroxidation and antioxidant enzymes in two sesame cultivars, Biol. Plant. 51: 98–103

12- Foolad M. R. 2007. Genome mapping and molecular breeding of tomato. International Journal of Plant Genomics. 52 pp.

13- Garcia A.L., Marcelis L., and Garcia-Sanchez L. 2007. Moderate water stress affects tomato leaf water relations independence on the nitrogen supply. Biol. Plant. 51: 707–712

14- Ierna A., and Mauromicale G. 2006. Physiological and growth response to moderate water deficit of off-season potatoes in a Mediterranean environment. Agric. Water Manage., 82:193–209

15- Miyashita K., Tanakamaru S., Maitani T., and Kimura K. 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. Environmental and Experimental Botany, 53:205–214.

16- Premachandra G.S., Saneoka H., Fujita K., and Ogata S. 1992. Seasonal changes in leaf water relations and cell membrane stability in Orchardgrass. J. Agric. Sci.,121: 169-175.

17- Ritchie S. W., Nguyen H. T., and Haloday A.S. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotype differing in drought resistance. Crop Sci., 30:105-111.

18- Sanchez-Rodrıguez E., Rubio-Wilhelmi M., Cervilla L.M., Blasco B., Rios J.J., Rosales M.A., Romero L. and Ruiz J.M. 2010. Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. Plant Science, 178:30–40.

19- Shiferaw B., and Baker D., A. 1996. An evaluation of drought screening techniques for Eragrostis tef. Trop. Sci., 36: 74-85.

20- Singh M., Srivastava J.P., and Kumar A. 1992. Cell membrane stability in relation to drought tolerance in wheat genotypes. J. Agron. And Crop Sci., 168: 186-190.