نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۰، شماره ۳ ، پاییز ۱۳۹۱، ص. ۴۸۴-۴۷۶

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 10, No. 3, Fall 2012, p. 476-484

اثر تنش خشکی بر وضعیت آبی و نشت الکترولیت برگ، فتوسنتز و فلورسانس کلروفیل در مراحل مختلف رشدی دو توده کوشیا (*Kochia scoparia*) در شرایط شور

علی معصومی[۱]- محمد کافی[۲]- جعفر نباتی[۳*]- حمید رضا خزاعی[۴]- کامران داوری[۵] - محمد زارع مهرجردی[۶]

تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۸/۲۷
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۲/۲۰

چکیده

کمبود بارندگی و توسعه آب‌های شور در ایران، گرایش به سمت گیاهان کم توقع و دارای پتانسیل رشد در این مناطق را اجتناب ناپذیر می‌سازد. کوشیا (*Kochia scoparia*) با داشتن پتانسیل عملکرد مطلوب در شرایط شور و خشک، از جمله گیاهان کم توقعی است که به تازگی توجه محققان را به عنوان گیاه زراعی علوفه‌ای جدید به خود معطوف کرده است. شناخت ویژگی‌های فیزیولوژیک اکوتیپ‌های مختلف کوشیا در شرایط تنش، می‌تواند محققان را در انتخاب بهترین توده‌ها و امکان سنجی پاسخ این گیاه به تنش‌ها یاری نماید. به همین این منظور آزمایشی با دو توده کوشیا از دو منطقه آب و هوایی متفاوت خشک (بیرجند) و نیمه مرطوب (بروجرد) به شکل کرت‌های خرد شده بر پایه بلوک کامل تصادفی در مزرعه شوری دانشگاه فردوسی در سال ۱۳۸۷ انجام شد. تیمارهای آبیاری (تیمار بدون تنش، قطع آبیاری در مرحله رویشی، قطع آبیاری در مرحله زایشی و قطع آبیاری در مرحله رسیدگی به مدت چهار هفته) به عنوان کرت اصلی و توده‌ها به عنوان کرت فرعی در نظر گرفته شدند. نتایج نشان داد که اعمال تنش در هر مرحله از نمو باعث کاهش محتوای نسبی آب، هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و کاهش پایداری غشاء نسبت به تیمار شاهد شد، اما با حذف تنش و آبیاری مجدد، در مدت چند روز گیاهان بازیافت شدند و در مرحله آبیاری مجدد ویژگی‌های اندازه‌گیری شده در آنها اختلاف معنی‌داری با شاهد نداشتند. بین پارامترهای اندازه‌گیری شده، نشت الکترولیت و فلورسانس کلروفیل در تمام مراحل کمترین تغییر را داشتند که این موضوع می‌تواند به دلیل مقاوم بودن این گیاه به شرایط تنش، عدم تخریب غشاهای سلولی و واحدهای فتوسنتزی باشد. توده بیرجند، پاسخ بهتری نسبت به توده بروجرد در برابر تنش خشکی نشان داد که احتمالا به خاطر سازگاری اولیه بیشتر در منطقه خشک بیرجند باشد. به طور کلی با وجود تنش سنگین عدم آبیاری به مدت چهار هفته در مراحل مختلف رشد کوشیا در شرایط شور، توان برگشت پذیری این گیاه مناسب ارزیابی شد و این موضوع امکان معرفی کوشیا به عنوان علوفه جدید در شرایط خشک و شور را افزایش می‌دهد.

واژه‌های کلیدی: فتوسنتز، محتوای نسبی آب، هدایت روزنه‌ای

مقدمه

در میان تنش‌های اسموتیک که گیاهان با آن روبرو می‌شوند، تنش خشکی در اکثر مناطق دنیا از مهمترین عوامل محدود کننده در گسترش و زادآوری گیاهان در سیستم‌های طبیعی و کشاورزی شناخته شده است (۷). علی‌رغم محدودیت منابع آب و توزیع مکانی نامناسب آن در پهنه جغرافیایی ایران، متأسفانه بهره‌وری و کارآیی استفاده از این منابع بسیار پایین است (۳ و۴). با توجه به وضعیت بحران آب در ایران و مصرف عمده آب در بخش کشاورزی، تجدید نظر در نوع کشت گیاهان ضروری به نظر می‌رسد.

جایگزینی گیاهان دارای نیاز آبی پایین و کم توقع بجای گیاهان دارای نیاز آبی بالا می‌تواند یکی از استراتژی‌های مهم در این زمینه باشد. یک نمونه از این گیاهان، گونه‌های کوشیا (*Kochia scoparia*) به عنوان گیاه علوفه‌ای جدید است. از طرفی یکی از عمده‌ترین مشکلات تولید پروتئین و محصولات دامی در کشور، کمبود علوفه و خوراک کافی جهت تغذیه دام‌ها است. گونه‌های کوشیا جدیداً توجه اکولوژیست‌های مرتعی را در سراسر جهان به خود جلب کرده است. این گیاهان متحمل به خشکی و شوری هستند و در حالت طبیعی توسط دام‌ها چرا می‌شوند (۱۳). با توجه به اینکه کوشیا یکی از

۱- عضو هیات علمی دانشگاه پیام نور خراسان رضوی
۲ و ۴- استاد و دانشیار گروه زراعت، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد
۳- دکتری زراعت گرایش فیزیولوژی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد
(*-نویسنده مسئول: Email: Jafarnabati@gmail.com)
۵- دانشیار گروه مهندسی آب، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد
۶- استادیار دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی شیروان

هالوفیت‌های دفع‌کننده نمک می‌باشد که در برخی طبقه‌بندی‌ها جزو هالوفیت‌های اختیاری قلمداد شده است و از آنجائیکه در اکثر مناطق خشک احتمال تجمع نمک هم وجود دارد، برتری این گیاه در مناطق خشک، در صورت دارا بودن مکانیزم‌های مقاوم به خشکی افزایش می‌یابد (۱۲). علاوه بر این ثابت شده است که بعضی از گونه‌های کوشیا به دلیل سیستم ریشه‌ای عمیق خود به طور استثنائی متحمل به خشکی است و می‌تواند سریعاً تحت شرایط خشک گسترش یابد، این گیاه در عین حالی که به خوبی به آب واکنش نشان می‌دهد، به‌طور خاص می‌تواند به عنوان یک گیاه علوفه‌ای اراضی دیم مناسب باشد (۱۴ و ۲۲).

در میان ویژگی‌های فیزیولوژیک، وضعیت آب برگ، پایداری غشاء، تغییرات فتوسنتز و عوامل مرتبط با آن از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. محتوای آب نسبی بالاتر گیاه، به معنی توانایی برگ در حفظ مقادیر بیشتر آب در شرایط تنش است. بلوم و همکاران (۹) اظهار داشته‌اند ژنوتیپ‌هایی که بدون بستن روزنه‌های خود توانایی حفظ آب بیشتری دارند برای مناطق خشک مناسب‌تر هستند. محتوای آب نسبی بالاتر برگ ممکن است از طریق قابلیت تنظیم اسمزی و با توانایی ریشه در جذب آب حاصل شود. سانچز رودریگوز و همکاران (۲۰) 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 آن را شاخص مناسبی برای نشان دادن وضعیت آبی برگ دانسته‌اند. کاستریلو و تروجیلو (۱۰) نیز همبستگی مثبتی بین محتوای نسبی آب برگ و غلظت کلروفیل، پروتئین و فعالیت رابیسکو مشاهده کردند. با توجه به نقش پروتئین و کلروفیل در حفظ فتوسنتز و مقاومت به خشکی، می‌توان از محتوای نسبی آب برگ به عنوان یک شاخص در جهت مقاومت به خشکی استفاده کرد.

تحت تنش خشکی و گرما، غشاء سلولی پایداری خود را از دست داده و در صورت قرار گرفتن برگ در یک محیط آبی مواد محلول از سلول‌های آن تراوش می‌یابد، لذا پایداری غشاء بوسیله ارزیابی تراوش یون‌ها از آن تعیین می‌شود (۲۰). میزان هدایت الکتریکی در محیط آبی خسارت تنش خشکی و یا تنش گرمایی را به غشاء سلولی نشان می‌دهد و میزان پایداری غشاء سلولی بخوبی با تحمل سایر فرآیندهای گیاهی به تنش از جمله فتوسنتز مرتبط است و به عنوان شاخصی از تحمل به تنش ارائه شده‌است (۲۰). 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 و گرما دارد (۸). سینگ و همکاران (۲۳) با بررسی پایداری غشاء سلولی تحت تنش خشکی در گیاهچه‌های ۹ ژنوتیپ گندم ۲۵، ۵۰ و ۷۰ روزه در شرایط گلخانه‌ای دریافتند که این ویژگی در گیاهچه‌های ۲۵ روزه تحت آبیاری با ژنوتیپ‌های تحت تنش خشکی در شرایط مزرعه‌ای همبستگی دارد و درصد کاهش عملکرد با میزان خسارت به غشاء سلولی مرتبط بوده است، بنابراین می‌توان از آن به عنوان یک شاخص مقاومت به خشکی استفاده کرد.

تنش آب یکی از مهمترین موانع محیطی در برابر فتوسنتز است. بسیاری از مطالعات در رابطه با تنش خشکی کاهش در میزان فتوسنتز را نشان می‌دهد. گزارش شده است که قدرت گیاه در حفظ فتوسنتز، محتوای نسبی آب برگ و ظرفیت فتوسنتزی می‌تواند از مهمترین عوامل موثر در مقاومت به خشکی باشد (۱۷ و ۱۸). به طور کلی مطالعه روند فتوسنتز و فلورسانس کلروفیل در کنار وضعیت آبی و پایداری غشاء در شرایط تنش خشکی در گیاه کوشیا می‌تواند دیدگاه‌های فیزیولوژیک مناسبی را برای محققان در توجیه رفتار این گیاه در مواجهه با تنش خشکی فراهم سازد. بدین منظور آزمایش مزرعه‌ای به منظور اعمال تنش خشکی همراه با حضور سایر عوامل محیطی و پرهیز از شرایط مصنوعی برای مطالعه فاکتورهای ذکر شده اجرا شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در مزرعه شوری قطب علمی گیاهان زراعی ویژه، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد (°۳۶ و ´۱۵ شمالی و °۵۹ و ´۲۸ شرقی و ارتفاع ۹۸۵ متری از سطح دریا) در سال زراعی ۱۳۸۷ انجام شد. آزمایش بصورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. تیمارهای آبی در کرت‌های اصلی و دو توده کوشیا بیرجند و بروجرد در کرت‌های فرعی قرار گرفت. کشت گیاه در اول خرداد ماه انجام شد که امکان بارندگی بهاره وجود نداشته باشد و در طول فصل رشد نیز در این منطقه بارندگی رخ نداد. ابعاد کرت اصلی ۵×۶ متر، فاصله کرت‌ها از همدیگر دو متر، فاصله ردیف‌ها ۵۰ سانتی متر و فاصله بوته‌ها روی ردیف ۱۰ سانتی متر در نظر گرفته شد. بین بلوک‌ها نیز ۲/۵ متر فاصله در نظر گرفته شد تا از مخلوط شدن آب تکرارها جلوگیری شود. برای شبیه‌سازی تنش خشکی ابتدای فصل، بین فصل و انتهای فصل در رابطه با این گیاه یک دوره خشکی چهار هفتگی در این مراحل القاء گردید. بدین ترتیب چهار تیمار آبی اعمال شد، تیمار شاهد که بر اساس نیاز آبی گیاه (۳۰ لیتر بر متر مربع) هر هفته تا آخر فصل آبیاری شد (۱). تیمار دوم پس از استقرار گیاه به مدت چهار هفته آبیاری قطع شد (قطع آب از ۱۰تیر تا ششم مرداد ماه)، در تیمار سوم با ظهور اولین گل‌ها چهار هفته آبیاری قطع شد (قطع آب از ۳۱ تیر تا ۲۷ مرداد) و در تیمار چهارم پس از پایان گلدهی چهار هفته آبیاری قطع گردید (قطع آب از ۲۱ مرداد تا ۱۷ شهریور).

جدول ۱- مهمترین خصوصیات شیمیایی آب مورد استفاده و خاک (صفر تا ۳۰ سانتیمتری) محل آزمایش

	Na	Ca	Mg	K	SO_4	CO_3	HCO_3	Cl	EC
	($meq.l^{-1}$)								($dS.m^{-1}$)
منبع آب	۳۲/۵۰	۶/۶۰	۹/۲۰	۰/۲۳	۱۵/۰۰	۰/۴۰	۲/۴۰	۳۴/۴۰	۵/۲۰
خاک	۳۱/۱۰	۱۰/۶۰	۱۰/۲۰	۰/۷۵	۳۱/۳۰	۰/۰۰	۱/۸۰	۲۶/۸۰	۵/۸۰

انتخاب دوره چهار هفته‌ای قطع آبیاری نیز بر اساس مشاهدات مزرعه‌ای صورت گرفت، یعنی تا زمانی که اثرات ظاهری تنش نظیر پژمردگی و رنگ پریدگی در برگ‌های مسن، به طور کامل در گیاه مشاهده شد قطع آبیاری ادامه یافت، که این زمان در حدود چهار هفته بود. در تمام مراحل آبیاری، آب از مسیر کنتور عبور داده شد تا حجم آب آبیاری مشخص باشد و علاوه بر این در طی قطع آبیاری در هر تیمار هر دو هفته از گیاهان نمونه‌گیری شد تا بر اساس تعیین وضعیت آب گیاه، میزان تنش وارد شده بر گیاه در شرایط اجرایی آزمایش مشخص گردد. به دلیل اینکه گیاه کوشیا به عنوان هالوفیت مطرح می‌باشد کشت این گیاه در مزرعه شوری انجام شد و هدایت الکتریکی آب آبیاری در حدود ۵ دسی زیمنس بر متر بود و سایر خصوصیات خاک و آب در جدول ۱ نشان داده شده است (جدول ۱).

در طول دوره رشد از اواخر دوره قطع آبیاری در مرحله رویشی (دوم مرداد) تا پایان تنش و آبیاری مجدد تمام تیمارها (۱۹ شهریور)، هر هفته میزان محتوای نسبی آب برگ، درصد نشت الکترولیت برگ، فتوسنتز و فلورسانس کلروفیل اندازه‌گیری گردید. جهت انتقال نمونه‌ها از مزرعه به آزمایشگاه از ظرف حاوی یخ استفاده شد. جهت اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ ۱۰۰ میلی گرم برگ توزین و درون آب مقطر و دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت قرار گرفت، سپس وزن آماس برگ‌ها اندازه‌گیری شد. جهت تعیین وزن خشک، برگ‌ها به مدت ۲۴ ساعت در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. در نهایت با استفاده از معادله (۱) درصد محتوای نسبی آب(RWC)[1] تعیین شد.

معادله (۱)

$$\%RWC = ((\text{وزن خشک} - \text{وزن آماس})/(\text{وزن خشک} - \text{وزن تر}))\times ۱۰۰$$

شاخص پایداری غشاء از طریق اندازه‌گیری میزان نشت الکترولیت‌های برگ ارزیابی شد. برای این منظور نمونه‌های برگ درون آب مقطر با حجم ۲۰ میلی لیتر منتقل و به مدت ۲۴ ساعت در دمای اتاق نگهداری شد. سپس میزان هدایت الکتریکی آب مقطر همراه نمونه به عنوان نشت اولیه اندازه‌گیری شد. نشت ثانویه نیز از طریق اندازه‌گیری میزان هدایت الکتریکی نمونه‌ها پس از حرارت دادن آنها به مدت یک ساعت و در ۱۰۰ درجه سانتیگراد اندازه‌گیری شد. شاخص پایداری غشاء از طریق معادله (۲) محاسبه شد (۲۱).

معادله (۲)

$$\text{شاخص پایداری غشاء} = (1-(\text{نشت ثانویه}/\text{نشت اولیه}))\times ۱۰۰$$

ویژگی‌های مختلف تبادلات گازی از جمله سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ، هدایت روزنه‌ای و تعرق در تیمارهای متفاوت با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری فتوسنتز (مدل LCA4) در طی دوره رشد مورد ارزیابی قرار گرفت. در همین زمان عملکرد فلورسانس کلروفیل نیز با دستگاه فلورسانس کلروفیل متر (مدل OS1-FL) اندازه گیری شد. اندازه‌گیری تمام متغیرها در هفت نوبت در جوان‌ترین برگ‌های کاملا توسعه یافته صورت گرفت.

تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم افزارهای SPSS11.5 انجام گردید. برای مقایسه میانگین‌ها از نرم افزار Mstatc و آزمون LSD استفاده و سطح احتمال بکار رفته در کلیه تجزیه تحلیل‌ها ۹۵٪ در نظر گرفته شد.

نتایج و بحث

محتوای نسبی آب و درصد نشت الکترولیت برگ کوشیا در مراحل مختلف رشد

در اولین نمونه‌برداری در دوم مرداد، اواخر اعمال تنش در دوره رویشی و چهار روز قبل از اعمال تنش زایشی، محتوای نسبی آب برگ در نمونه تحت تنش در ۶۵ درصد و سایر تیمارها که هنوز تنشی را دریافت نکرده بودند ۷۵ درصد بود (جدول ۲). ۲۵ روز عدم آبیاری در مرحله رویشی، محتوای آب برگ را به طور معنی‌داری در مقایسه با شاهد کاهش داد. در همین مرحله درصد نشت الکترولیت در تیمار تحت تنش نسبت به سایر تیمارها بالاتر بود، یعنی رفتار گیاه از نظر نشت مشابه محتوای نسبی آب بود (جدول ۳). اما با گذشت زمان در مرحله نمونه‌برداری نهم مرداد ماه، سه روز بعد از خروج تیمار رویشی از تنش، محتوای نسبی آب برگ در این تیمار به ۷۱ درصد رسید که این موضوع می‌تواند بهبود سریع گیاه کوشیا را پس از تنش نشان دهد (جدول ۲). نشت نیز در این تیمار کاهش یافت و تفاوت معنی‌داری بین تیمارها مشاهده نشد (جدول ۳)، این موضوع نشان داد که آبیاری مجدد علاوه بر بهبود وضعیت آبی، توانسته است ساختار

1- Relative water content

غشاء سلولی را بهبود و در کل میزان نشت را کاهش دهد. به طور کلی تغییرات نشت الکترولیت در مقایسه با محتوای نسبی آب کمتر بود و این موضوع می‌تواند به مقاومت بالای این گیاه اشاره داشته باشد که در محیط تنش، تخریب سلولی آن در حداقل بوده است. در این مرحله تیماری که گیاهان در مرحله زایشی بودند (نهم مرداد ماه ۱۰ روز پس از آخرین آبیاری این تیمار)، وارد فاز تنش یا عدم آبیاری شدند، گیاهان این تیمار کاهش معنی‌داری در محتوای نسبی آب برگ نشان دادند و محتوای نسبی آب برگ آنها به ۶۸ درصد کاهش یافت (جدول ۲).

در نمونه‌برداری ۱۵ مرداد که فقط گیاهان تیمار زایشی تحت تنش بودند، روند محتوای نسبی آب برگ نشان داد که در تیمار تحت تنش، محتوای نسبی آب به ۶۵ درصد کاهش یافته و محتوای نسبی آب برگ تیمار رویشی مجدد آبیاری شده به ۷۵ درصد یعنی همتراز با تیمار شاهد رسید (جدول ۲). درصد نشت نیز در این مرحله نمونه‌برداری در تیمار تحت تنش افزایش و در تیمار بهبود یافته همچنان پایین بود این موضوع می‌تواند ایجاد سازگاری را در گیاهان این تیمار به اثبات برساند (جدول ۳).

در نمونه برداری ۲۵ مرداد، دو روز قبل از پایان تنش تیمار زایشی، محتوای نسبی آب برگ در تیمار زایشی به حداقل مقدار خود (۶۲ درصد) رسید و در سایر تیمارها نیز که در این زمان تنش نداشتند اختلافی بین تیمارها از نظر محتوای نسبی آب برگ که ۷۶ درصد بود وجود نداشت (جدول ۲). از لحاظ درصد نشت نیز روند قبلی مشاهده شد (جدول ۳).

در نمونه برداری ۲۹ مرداد، دو روز پس از پایان تنش زایشی و نه روز پس از شروع تنش یا عدم آبیاری تیمار رسیدگی، مقادیر محتوای نسبی آب برگ نشان داد که در همین زمان کوتاه گیاهان تیمار زایشی وضعیت سلولی خود را بهبود داده و محتوای نسبی آب برگ آنها ۷۰ درصد شد و در تیمار رسیدگی که گیاهان تازه وارد تنش شده بودند محتوای نسبی آب برگ آنها به ۶۶ درصد کاهش یافت و در تیمار شاهد و رویشی نیز محتوای نسبی آب برگ آنها به ترتیب در حدود ۷۶ و ۷۳ درصد بود (جدول ۲). از نظر نشت الکترولیت اختلاف معنی‌داری بین تیمارها مشاهده نشد و ادامه ثبات گیاه از نظر نشت الکترولیت فرض مقاوم بودن گیاه را مضاعف می‌سازد (جدول ۲).

در نمونه برداری پنجم شهریور که فقط گیاهان تیمار رسیدگی تحت تنش بودند محتوای نسبی آب برگ تیمار تنش رسیدگی به ۵۹ درصد کاهش یافت و در سایر تیمارهای مجدد آبیاری شده پس از دوره تنش مربوطه محتوای نسبی آب برگ آنها ۷۴ درصد بود (جدول ۲). در این مرحله نیز درصد نشت بین تیمارهای تنش اختلاف معنی‌داری را نشان نداد (جدول ۳).

جدول ۲- اثر قطع و آبیاری مجدد بر درصد محتوای نسبی آب برگ در مراحل مختلف رشدی (تیمار رویشی قطع آبیاری از ۱۰تیر تا ششم مرداد، تیمار زایشی قطع آب از ۳۱ تیر تا ۲۷ مرداد و تیمار رسیدگی قطع آب از ۲۱ مرداد تا ۱۷ شهریور) دو توده بومی کوشیا.

تیمار	تاریخ نمونه‌برداری							
	۲ مرداد	۹ مرداد	۱۵مرداد	۲۵ مرداد	۲۹ مرداد	۵ شهریور	۱۳ شهریور	۱۹ شهریور
شاهد	۷۴	۷۶	۷۷	۷۷	۷۶	۷۵	۷۳	۷۳
رویشی	۶۵	۷۱	۷۷	۷۶	۷۳	۷۲	۷۲	۷۵
زایشی	۷۳	۶۷	۶۵	۶۲	۷۱	۷۴	۷۲	۷۳
رسیدگی	۷۳	۷۵	۷۸	۷۵	۶۶	۵۹	۵۵	۶۶
LSD	۴/۹	۵/۲	۵/۹	۷/۱	۵/۹	۶/۵	۲/۸	۵/۱

خط مشکی زیر اعداد نشان دهنده حضور تنش (عدم آبیاری) در تاریخ نمونه برداری است و سایر داده‌ها مربوط به زمان عدم حضور تنش در تیمار مربوطه است.

جدول ۳- اثر قطع و آبیاری مجدد بر درصد نشت الکترولیت برگ در مراحل مختلف رشدی (تیمار رویشی قطع آبیاری از ۱۰تیر تا ششم مرداد، تیمار زایشی قطع آب از ۳۱ تیر تا ۲۷ مرداد و تیمار رسیدگی قطع آب از ۲۱ مرداد تا ۱۷ شهریور) دو توده بومی کوشیا.

تیمار	تاریخ نمونه‌برداری							
	۲ مرداد	۹ مرداد	۱۵مرداد	۲۵ مرداد	۲۹ مرداد	۵ شهریور	۱۳ شهریور	۱۹ شهریور
شاهد	۴۰	۳۹	۴۳	۴۸	۵۲	۵۱	۶۰	۶۵
رویشی	۴۵	۴۰	۳۴	۳۴	۵۰	۴۶	۵۵	۶۳
زایشی	۴۰	۴۲	۴۴	۵۳	۵۰	۴۶	۴۷	۶۶
رسیدگی	۴۰	۴۰	۳۴	۴۳	۴۹	۴۰	۶۱	۷۹
LSD	۴/۱	۴/۲	۱۴/۹	۲۴/۱	۱۱/۳	۱۱/۸	۸/۷	۱۴/۶

خط مشکی زیر اعداد نشان دهنده حضور تنش (عدم آبیاری) در تاریخ نمونه برداری است و سایر داده‌ها مربوط به زمان عدم حضور تنش در تیمار مربوطه است.

در نمونه‌برداری ۱۳ شهریور که گیاهان تیمار رسیدگی در اواخر دوره تنش بودند محتوای نسبی آب برگ آنها به ۵۴ درصد تقلیل یافته و در سایر تیمارها نیز که آبیاری انجام شده بود محتوای نسبی آب برگ ۷۲ درصد بود (جدول ۲).

در نمونه‌برداری ۱۹ شهریور (آخرین مرحله نمونه‌برداری) که تمام تیمارها آبیاری شده بودند و در دو روز از رفع تنش گیاهان مرحله رسیدگی گذشته بود، محتوای نسبی آب برگ تیمار رسیدگی به ۶۶ درصد افزایش و سایر تیمارها نیز در حدود ۷۴ درصد بودند (جدول ۲). اما در این مرحله میزان درصد نشت در تیمار رسیدگی بیشتر از سایر تیمارها بود و این موضوع می‌تواند به دلیل افزایش سن گیاه و انتقال بیشتر کربوهیدرات‌های غیر ساختمانی از برگ‌ها به دانه‌ها باشد که در نتیجه میزان نشت را افزایش داد (جدول ۳).

به طور کلی روند محتوای نسبی آب برگ در تیمارهای تحت تنش و مجدد آبیاری شده این موضوع را نشان داد که بهبود وضعیت آبی در گیاه کوشیا نسبتا سریع بوده و این گیاه می‌تواند با تنش رخ داده در هر مرحله سازگاری یابد و در صورت تامین مجدد آب، وضعیت سلولی خود را بهبود بخشد. البته در اواخر فصل به دلیل پیری گیاه، محتوای نسبی آب تیمارهای تحت تنش کاهش بیشتری را نشان دادند. از لحاظ نشت الکترولیت نیز در اکثر مراحل اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد و این موضوع می‌تواند سازگاری مطلوب این گیاه را به تنش نشان دهد.

بین توده‌های کوشیا در اکثر مراحل نمونه‌برداری محتوای نسبی آب توده بیرجند نسبت به بروجرد تا حدودی برتری داشت (جدول ۴). این موضوع می‌تواند تفاوت ژنتیکی بین این دو توده را نشان دهد و احتمالا به دلیل اینکه توده بیرجند از منطقه گرم و خشک بوده در مقایسه با توده بروجرد که از مناطق نیمه سرد غرب ایران است، سازگاری بیشتری نسبت به تنش خشکی داشته و در زمان اعمال تنش توانسته است، محتوای آب خود را در شرایط بهتری حفظ کند. از نظر درصد نشت الکترولیت اختلاف معنی‌داری بین این دو توده مشاهده نشد (جدول ۴).

محققان یکی از مهمترین عوامل حفظ بقاء در شرایط تنش را قدرت بالای گیاه در حفظ آب سلولی می‌دانند. سانچز–رودریگوز و همکاران (۲۰) گزارش کردند که مقایسه محتوای نسبی آب در ارقام 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 داشته است. هر عامل فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاهان که در حفظ آب گیاه نقش داشته باشد، می‌تواند یکی از عوامل موثر در معرفی رقم متحمل باشد. بسیاری از محققان در رابطه انواع گیاهان گزارش کرده‌اندکه ارقام مقاوم دارای محتوای آب نسبی بالاتری نسبت به ارقام حساس بوده‌اند (۶ و ۱۹). این موضوع در این آزمایش صادق بود و اکوتیپ بیرجند مربوط به منطقه خشک تا حدودی وضعیت بهتری را نسبت به اکوتیپ بروجرد نشان داد.

حفظ تمامیت غشاء سلولی طی شرایط تنش، نشانه‌ای از وجود مکانیزم‌های کنترلی در تحمل به پسآبیدگی است. تنش خشکی یکسری تغییرات را در فسفولیپیدهای غشاء ایجاد می‌کند، این تغییرات مشابه تنش سرما در دنباله‌های اسید چرب ایجاد می‌شود و در این تنش اسیدهای چرب غیراشباع، افزایش می‌یابند. در تنش‌های شدید بعضی از قسمت‌های فسفولیپیدهای دو لایه‌ای غشاء حالت هگزاگونال (شش وجهی) و ساختار غشاء به ساختار منفذدار تبدیل می‌شود و نشت مواد رخ می‌دهد به طور کلی تنش خشکی باعث افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها و در نهایت کاهش شاخص پایداری غشا سلول در گیاهان مختلف می‌شود (۵). خزاعی (۲) گزارش کرده است که میزان صدمه به غشاهای سلولی بر اثر تنش خشکی ممکن است از طریق اندازه‌گیری نشت الکترولیت‌ها از سلول سنجیده شود، ایشان همچنین خاطر نشان نموده است که در شرایط تنش رطوبتی، پایداری غشاء سلولی جزء اصلی تحمل به تنش خشکی در گندم است. در طی بررسی اثر تنش خشکی بر روی چهار رقم سورگوم مشخص شد که میزان پایداری غشا پلاسمایی در بین ارقام مختلف متفاوت بود و با افزایش تنش آب کاهش یافت و نیز مشخص شد که پایداری غشا سیتوپلاسمی تحت تاثیر میزان موم اپی‌کوتیکولی، ضخامت کوتیکول و پتانسیل آب برگ‌ها قرار گرفت (۱۶). در این آزمایش نیز در برخی مراحل نشت الکترولیت در تیمار تحت تنش افزایش داشت اما با حذف تنش گیاه قادر به بهبود کامل غشاء بود. بین توده‌ها نیز اختلاف چندانی از لحاظ نشت مشاهده نشد. با توجه به عدم آبیاری چهار هفتگی این موضوع نشانگر مقاومت نسبی این گیاه در برابر تنش است.

عوامل فتوسنتزی و فلورسانس کلروفیل

اندازه‌گیری در اول مرداد (اواخر تنش رویشی)، پنج روز قبل از شروع تنش زایشی، نشان داد که فتوسنتز در نمونه تحت تنش ۰/۷۳ میکرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه و سایر تیمارها که هنوز تنشی را دریافت نکرده‌اند در حدود ۴/۷ میکرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه بود (جدول ۵). در این بازه زمانی تنش به طور معنی‌داری فتوسنتز را در این تیمار کاهش داده بود. میزان تعرق در این مرحله در نمونه تحت تنش ۰/۱۹ و در سایر نمونه ها بیشتر از ۰/۶۱ میلی‌مول H_2O بر متر مربع بر ثانیه بود (جدول ۶). این موضوع نشان می‌دهد که این گیاه برای حفظ آب، تعرق را کاهش داده و به همین دلیل فتوسنتز نیز در تیمار تحت تنش به حداقل رسید. هدایت روزنه‌ای نیز در تیمار

تحت تنش ۰/۰۶ و در تیمارهای بدون تنش در حدود ۰/۱۴ میلی‌مول H_2O بر متر مربع بر ثانیه بود (جدول ۷). کاهش هدایت روزنه‌ای و تعرق در تیمار تحت تنش می‌تواند کاهش فتوسنتز را توجیه نماید. عملکرد فلورسانس کلروفیل نیز در تیمار تحت تنش (۰/۲۴۲) نسبت به تیمارهای بدون تنش (۰/۵۰۰) کاهش یافت (جدول ۸). از آنجا که در معادله عملکرد فلورسانس کلروفیل، اختلاف فلورسانس لحظه‌ای از حداکثر بر فلورسانس حداکثر تقسیم می‌شود، بنابراین نتایج موید آن بوده که در تیمار تحت تنش سهم فلورسانس کلروفیل افزایش داشته است.

در نمونه‌برداری دو روز پس از خارج شدن تیمار رویشی از تنش، فتوسنتز در تیمار مجدد آبیاری شده در حدود۲/۳ میکرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه بود که نسبت به زمان تنش بهبود یافته بود (جدول ۵). در این تیمار تعرق (۰/۵۳)، هدایت روزنه‌ای (۰/۰۹) و عملکرد فلورسانس کلروفیل (۰/۴۸۳) نسبت به مرحله قبل بهبود معنی‌داری یافت (جدول‌های ۷، ۸ و ۹). اما در این دو روز گیاه نتوانسته بود به سطح تیمار شاهد برسد. فتوسنتز و عوامل وابسته به آن در تیمار شاهد هنوز حدود دو برابر تیمار بهبود یافته بود. تیمار که گیاهان در مرحله زایشی بودند (هشتم مرداد ماه ۱۰ پس از آخرین آبیاری این تیمار) وارد فاز تنش یا عدم آبیاری شده بودند، در این تیمار فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای نسبت به شاهد حدود ۵۰ درصد کاهش را نشان دادند، اما از نظر عملکرد فلورسانس کلروفیل اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد.

جدول ٤- مقایسه میانگین درصد محتوای نسبی آب و درصد نشت الکترولیت برگ بین دو توده بیرجند و بروجرد در مراحل مختلف نمونه‌برداری تحت تیمارهای مختلف تنش خشکی

پارامتر	توده کوشیا	تاریخ نمونه‌برداری							
		۲ مرداد	۹ مرداد	۱۵مرداد	۲۵ مرداد	۲۹ مرداد	۵ شهریور	۱۳ شهریور	۱۹ شهریور
محتوای نسبی آب	بیرجند	۷۲[a*]	۷۴ [a]	۷۶ [a]	۷۴ [a]	۷۳ [a]	۷۰ [a]	۶۹ [a]	۷۳ [a]
	بروجرد	۷۰ [a]	۷۱ [a]	۷۲ [b]	۷۱ [a]	۷۰ [b]	۷۰ [a]	۶۶ [a]	۷۰ [a]
نشت الکترولیت	بیرجند	۴۲[a]	۳۸ [a]	۳۹ [a]	۴۶ [a]	۴۷ [b]	۴۷ [a]	۵۷ [a]	۶۹ [a]
	بروجرد	۴۲ [a]	۳۲ [a]	۳۹ [a]	۴۵ [a]	۵۴ [a]	۴۵ [a]	۵۵ [a]	۶۸ [a]

*در این جدول هر دو توده در زمان‌های متفاوت با یکدیگر مقایسه شده‌اند و تفاوت حروف اختلاف معنی‌داری بین دو توده در سطح ۰/۰۵ را نشان می‌دهد.

جدول ۵- اثر قطع و آبیاری مجدد بر فتوسنتز(μ mol CO_2. $m^{-2}.s^{-1}$) در مراحل مختلف رشدی (تیمار رویشی قطع آبیاری از ۱۰تیر تا ششم مرداد، تیمار زایشی قطع آب از ۳۱ تیر تا ۲۷ مرداد و تیمار رسیدگی قطع آب از ۲۱ مرداد تا ۱۷ شهریور) دو توده بومی کوشیا

تیمار	تاریخ نمونه‌برداری						
	۱ مرداد	۸ مرداد	۱۵مرداد	۲۲ مرداد	۲۹ مرداد	۵ شهریور	۱۹ شهریور
شاهد	۴/۷۹	۴/۸۵	۳/۸۳	۲/۹۱	۲/۶۱	۱/۸۴	۱/۲۳
رویشی	۰/۷۳	۲/۳۰	۳/۳۳	۲/۲۹	۲/۱۱	۲/۰۸	۱/۳۰
زایشی	۴/۶۹	۲/۴۵	۰/۷۸	۱/۱۸	۱/۸۴	۲/۴۷	۱/۳۸
رسیدگی	۴/۵۹	۴/۵۵	۳/۵۶	۲/۴۳	۰/۸۹	۰/۴۱	۰/۸۴
LSD	۰/۲۶	۳/۲۸	۱/۶۱	۱/۵۴	۱/۱۵	۰/۶۵	۰/۳۷

خط مشکی زیر اعداد نشان دهنده حضور تنش (عدم آبیاری) در تاریخ نمونه برداری است و سایر داده‌ها مربوط به زمان عدم حضور تنش در تیمار مربوطه است.

جدول ٦- اثر قطع و آبیاری مجدد بر تعرق ($m\ mol\ H_2O\ m^{-2}s^{-1}$) در مراحل مختلف رشدی (تیمار رویشی قطع آبیاری از از ۱۰تیر تا ششم مرداد، تیمار زایشی قطع آب از ۳۱ تیر تا ۲۷ مرداد و تیمار رسیدگی قطع آب از ۲۱ مرداد تا ۱۷ شهریور) دو توده بومی کوشیا.

تیمار	تاریخ نمونه‌برداری						
	۱ مرداد	۸ مرداد	۱۵مرداد	۲۲ مرداد	۲۹ مرداد	۵ شهریور	۱۹ شهریور
شاهد	۰/۶۴	۰/۸۵	۰/۷۸	۰/۳۲	۰/۴۰	۰/۲۹	۰/۱۴
رویشی	۰/۱۹	۰/۵۳	۰/۷۰	۰/۲۰	۰/۲۹	۰/۲۴	۰/۱۴
زایشی	۰/۶۴	۰/۴۸	۰/۲۰	۰/۱۶	۰/۲۳	۰/۲۵	۰/۱۸
رسیدگی	۰/۶۰	۰/۹۴	۰/۶۶	۰/۲۹	۰/۱۸	۰/۲۳	۰/۰۸
LSD	۰/۱۴	۰/۶۳	۰/۲۷	۰/۱۶	۰/۱۶	۰/۱۷	۰/۰۸

خط مشکی زیر اعداد نشان دهنده حضور تنش (عدم آبیاری) در تاریخ نمونه برداری است و سایر داده‌ها مربوط به زمان عدم حضور تنش در تیمار مربوطه است.

در نمونه‌برداری ۱۵ مرداد، ۱۵ روز پس از عدم آبیاری تیمار زایشی، فتوسنتز (۰/۷۸)، تعرق (۰/۲۰)، هدایت روزنه‌ای (۰/۰۳) و عملکرد فلورسانس کلروفیل (۰/۲۸۶) در تیمار زایشی به حداقل مقدار خود در مقایسه با شاهد رسیدند و در سایر تیمارها نیز که در این زمان تحت تنش نبودند اختلافی معنی‌داری بین تیمارها وجود نداشت (جدول‌های ۵، ۶، ۷ و ۸). عوامل فتوسنتزی در تیمار رویشی مجدد آبیاری شده در این مرحله اختلاف چندانی با شاهد نداشتند و این موضوع می‌تواند نشان دهنده بهبود کامل گیاه در این مقطع زمانی باشد.

در نمونه‌برداری ۱۵ مرداد، سومین هفته عدم آبیاری در تیمار زایشی، فتوسنتز (۱/۱۸)، تعرق (۰/۱۶)، هدایت روزنه‌ای (۰/۱۱) و عملکرد فلورسانس کلروفیل (۰/۴۸۷) در این تیمار وضعیت بهتری را نسبت به مرحله قبل نشان دادند (جدول‌های ۵ ، ۶، ۷ و ۸). با اینکه گیاه مدت زمان بیشتری تحت تنش بود، احتمالا در این گیاه فرایند سازگاری رخ داده است و مجدد گیاه توانسته وضعیت فتوسنتزی خود را بهبود دهد و در سایر تیمارها نیز به دلیل پیری گیاه میزان فتوسنتز کاهش یافته بود.

در نمونه برداری ۲۹ مرداد، دو روز پس از پایان تنش زایشی و نه روز پس از شروع تیمار تنش در تیمار رسیدگی، مقادیر فتوسنتز (۱/۸۴)، تعرق (۰/۲۳)، هدایت روزنه‌ای (۰/۰۹) و عملکرد فلورسانس کلروفیل (۰/۲۶۹) در تیمار زایشی بهبود یافت این موضوع را نشان داد که در همین زمان کوتاه گیاهان تیمار زایشی وضعیت سلولی خود را تا حدودی بهبود داده‌اند و در تیمار رسیدگی با اینکه گیاهان تازه وارد تنش شده بودند، کاهش شدیدی در فتوسنتز (۰/۸۹) ایجاد شد. شاید این کاهش به دلیل پیری گیاه و نیاز بالای گیاه برای پر شدن دانه‌ها باشد (جدول‌های ۵ ، ۶، ۷ و ۸).

در نمونه برداری پنجم شهریور ماه در مرحله‌ای که تیمار رسیدگی به مدت ۱۵ روز آبیاری نشده بود، مقادیر فتوسنتز (۰/۴۱)، تعرق (۰/۲۳)، هدایت روزنه‌ای (۰/۰۹) و عملکرد فلورسانس کلروفیل (۰/۳۷۹) در تیمار رسیدگی موید بر کاهش شدید فتوسنتز بود در حالیکه سایر پارامترهای فتوسنتزی تغییر چندانی نداشتند. نکته جالب توجه در این مرحله میزان فتوسنتز بالاتر تیمارهای مجدد آبیاری شده رویشی (۲/۰۸) و زایشی (۲/۴۷) نسبت به شاهد (۱/۸۴) بود با اینکه میزان باز بودن روزنه و تعرق تا حدودی از شاهد کمتر بودند (جدول‌های ۵ ، ۶، ۷ و ۸). این موضوع احتمالا به دلیل سازگاری بیشتر این تیمارها نسبت به سایر تنش‌ها نظیر دمای بالا بود.

در نمونه برداری ۱۹ شهریور که تمام تیمارها آبیاری شده بودند، مقادیر فتوسنتز (۰/۸۴)، تعرق (۰/۰۸)، هدایت روزنه‌ای (۰/۰۳) و عملکرد فلورسانس کلروفیل (۰/۳۵۹) در تیمار رسیدگی که مجدد آبیاری شده بود، بهبود نسبی نشان داد. بین سایر تیمارها نیز اختلاف معنی‌داری از نظر عوامل فتوسنتزی مشاهده نشد (جداول ۵ ، ۶، ۷ و ۸). بین توده‌های کوشیا در اکثر مراحل نمونه‌برداری از لحاظ عوامل فتوسنتزی اختلاف معنی داری مشاهده نشد (جدول ۹).

گیاهانی که پس از آبیاری مجدد بهبود در آنها صورت نمی‌گیرد، احتمالا مربوط به عدم تحمل گیاه و تولید مواد خسارت‌زا در حد توقف کارکردهای فتوسنتزی است و محققان به طور واضح تعریفی برای درجه برگشت‌پذیری فتوسنتز، تعرق و عوامل مربوط به فتوسنتز ارائه نداده‌اند (۱۵). احتمالاً با اجرای آزمایش‌های دقیق‌تر در شرایط گلخانه و اعمال تیمارهای مختلف آبیاری در بازه‌های زمانی متفاوت بتوان برای گیاهان نقطه برگشت و حد تحمل تعریف نمود. از نظر میباشیتا و همکاران (۱۶) فعالیت فتوسنتز برگ می‌تواند به عنوان وسیله‌ای مفید برای طبقه‌بندی گیاهان متحمل به خشکی استفاده شود. برگشت‌پذیری عوامل فتوسنتزی در این آزمایش می‌تواند به مقاومت گیاه اشاره داشته باشد و نکته دیگر اینکه درصد بیشتر کاهش عوامل فتوسنتزی به عوامل انتشار دی‌اکسیدکربن برمی‌گردد و احتمالا تخریب مراکز فتوسنتزی در این گیاه ناچیز بوده است.

جدول ۷- اثر قطع و آبیاری مجدد بر هدایت روزنه‌ای ($m\ mol\ H_2O\ m^{-2}s^{-1}$) در مراحل مختلف رشدی (تیمار رویشی قطع آبیاری از ۱۰ تیر تا ششم مرداد، تیمار زایشی قطع آب از ۳۱ تیر تا ۲۷ مرداد و تیمار رسیدگی قطع آب از ۲۱ مرداد تا ۱۷ شهریور) دو توده بومی کوشیا.

تیمار	تاریخ نمونه‌برداری						
	۱ مرداد	۸ مرداد	۱۵مرداد	۲۲ مرداد	۲۹ مرداد	۵ شهریور	۱۹ شهریور
شاهد	۰/۱۴	۰/۲۵	۰/۱۳	۰/۱۱	۰/۲۲	۰/۱۱	۰/۰۴
رویشی	۰/۰۶	۰/۰۹	۰/۱۲	۰/۰۷	۰/۱۴	۰/۰۷	۰/۰۴
زایشی	۰/۱۴	۰/۰۹	۰/۰۳	۰/۱۱	۰/۰۹	۰/۰۹	۰/۰۶
رسیدگی	۰/۱۳	۰/۲۰	۰/۱۲	۰/۲۰	۰/۰۸	۰/۰۹	۰/۰۳
LSD	۰/۰۶	۰/۱۹	۰/۰۶	۰/۲۳	۰/۱۱	۰/۱۰	۰/۰۴

خط مشکی زیر اعداد نشان دهنده حضور تنش (عدم آبیاری) در تاریخ نمونه برداری است و سایر داده‌ها مربوط به زمان عدم حضور تنش در تیمار مربوطه است.

جدول ۸- اثر قطع و آبیاری مجدد بر عملکرد فلورسانس کلروفیل در مراحل مختلف رشدی (تیمار رویشی قطع آبیاری از ۱۰تیر تا ششم مرداد، تیمار زایشی قطع آب از ۳۱ تیر تا ۲۷ مرداد و تیمار رسیدگی قطع آب از ۲۱ مرداد تا ۱۷ شهریور) دو توده بومی کوشیا

تیمار	تاریخ نمونه‌برداری						
	۱ مرداد	۸ مرداد	۱۵مرداد	۲۲ مرداد	۲۹ مرداد	۵ شهریور	۱۹ شهریور
شاهد	۰/۵۰۸	۰/۴۱۷	۰/۴۱۷	۰/۴۳۲	۰/۳۱۹	۰/۳۳۶	۰/۵۱۸
رویشی	۰/۲۴۲	۰/۴۸۳	۰/۳۲۸	۰/۵۱۹	۰/۲۶۴	۰/۳۹۳	۰/۵۰۰
زایشی	۰/۵۰۸	۰/۵۰۱	۰/۲۸۶	۰/۴۸۷	۰/۲۶۹	۰/۴۰۰	۰/۴۰۸
رسیدگی	۰/۴۸۲	۰/۴۴۵	۰/۳۸۰	۰/۵۰۹	۰/۲۰۷	۰/۳۷۹	۰/۳۵۹
LSD	۰/۰۴	۰/۱۵	۰/۲۴	۰/۱۶	۰/۲۳	۰/۱۸	۰/۱۱

خط مشکی زیر اعداد نشان دهنده حضور تنش (عدم آبیاری) در تاریخ نمونه برداری است و سایر داده‌ها مربوط به زمان عدم حضور تنش در تیمار مربوطه است.

سجادی نیا و همکاران (۱۹) در رابطه با محتوای نسبی آب و فتوسنتز چند رقم پسته همبستگی بالا و تنوع بالایی را در مراحل و ارقام مختلف گزارش کردند و بیان کردند که کاهش محتوای آب نسبی به شدت، تعرق، هدایت روزنه و فتوسنتز را کاهش می‌دهد. میاشیتا و همکاران (۱۶) روند فتوسنتزی و فلورسانس کلروفیل در گیاهان لوبیا تحت تنش و مجدد آبیاری شده بررسی کردند و در دو روز اول قطع آبیاری کاهشی چندانی در فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای مشاهده نکردند. اما از روز دوم به بعد کاهش بسیار شدیدی در این فاکتورها مشاهده کردند و علت آن را افزایش اسید آبسیسیک در آوند چوبی و بسته شدن روزنه در این مدت گزارش کردند. اما در طول آزمایش آنها تا روز هفتم کاهشی در عملکرد فلورسانس کلروفیل مشاهده نشد و در تنش های شدید روند کاهشی مشاهده گشت. در مطالعه آنها گیاهانی که زودتر مجدد آبیاری شدند برگشت‌پذیری پارامترهای فتوسنتزی کامل بود، اما گیاهانی که مدت زمان بیشتری تحت تنش بودند برگشت پذیری گیاه به طور کامل انجام نشده بود. در آزمایش حاضر نیز اختلاف چندانی از لحاظ فلورسانس کلروفیل در مقایسه با دیگر فاکتورها دیده نشد.

به طور کلی در این آزمایش با اینکه تنش سنگین عدم آبیاری بر کوشیا به مدت چهار هفته در مراحل مختلف رشد اعمال شد، اما این گیاه در اکثر موارد با حذف تنش و آبیاری مجدد به بهبود کامل دست یافت. به خصوص بازیابی در مرحله رویشی نسبت به سایر مراحل سریع‌تر بود. در بین پارامترهای مورد بررسی در این مقاله تغییرات محتوای آب نسبی و فتوسنتز بیشتر از سایر پارامترها بود. بین دو توده مورد بررسی از نظر این دو ویژگی، در اکثر مراحل برتری با توده بیرجند بود و از لحاظ سایر ویژگی‌ها اختلاف چندانی مشاهده نشد. با توجه به پاسخ مناسب گیاه کوشیا به تنش خشکی در مراحل مختلف، پیشنهاد این گیاه به عنوان گیاه علوفه‌ای جدید در مناطق حاشیه‌ای مطلوب به نظر می‌رسد.

جدول ۹- مقایسه میانگین میزان فتوسنتز (μ mol CO_2. $m^{-2}.s^{-1}$)، تعرق (m mol H_2O $m^{-2}s^{-1}$)، هدایت روزنه‌ای (m mol H_2O $m^{-2}s^{-1}$) و فلورسانس کلروفیل دو توده بیرجند و بروجرد کوشیا در مراحل مختلف نمونه‌برداری تحت تیمار های مختلف تنش خشکی

پارامتر	توده کوشیا	تاریخ نمونه‌برداری						
		۱ مرداد	۸ مرداد	۱۵مرداد	۲۲ مرداد	۲۹ مرداد	۵ شهریور	۱۹ شهریور
فتوسنتز	بیرجند	۳/۹۲ a	۳/۴۲ a	۲/۸۰ a	۲/۲۴ a	۱/۵۲ b	۱/۶۳ a	۱/۳۲ a
	بروجرد	۳/۶۳ a	۳/۶۶ a	۲/۹۵ a	۲/۱۷ a	۲/۲۰ a	۱/۷۷ a	۱/۰۵ b
تعرق	بیرجند	۰/۵۵ a	۰/۶۶ a	۰/۵۶ a	۰/۲۲ a	۰/۲۵ a	۰/۲۶ a	۰/۱۵ a
	بروجرد	۰/۴۹ b	۰/۷۳ a	۰/۶۰ a	۰/۲۶ a	۰/۳۰ a	۰/۲۴ a	۰/۱۳ a
هدایت روزنه	بیرجند	۰/۱۳ a	۰/۱۴ a	۰/۱۰ a	۰/۱۵ a	۰/۱۲ a	۰/۰۹ a	۰/۰۵ a
	بروجرد	۰/۱۰ a	۰/۱۷ a	۰/۱۱ a	۰/۰۹ a	۰/۱۵ a	۰/۰۹ a	۰/۰۳ a
فلورسانس کلروفیل	بیرجند	۰/۴۱ a	۰/۴۹ a	۰/۳۲ a	۰/۵۰ a	۰/۲۸ a	۰/۴۱ a	۰/۴۹ a
	بروجرد	۰/۴۱ a	۰/۴۳ a	۰/۳۷ a	۰/۴۸ a	۰/۲۵ a	۰/۳۱ a	۰/۲۱ b

در این جدول هر دو توده در زمان‌های متفاوت با یکدیگر مقایسه شده‌اند و تفاوت حروف اختلاف معنی‌داری بین دو توده در سطح ۰/۰۵ را نشان می‌دهد.

منابع

۱- جامی الاحمدی، م. ۱۳۸۴. مطالعه برخی جنبه‌های اکوفیزیولوژیک کوشیا (*Kochia scoparia*) به عنوان گیاه علوفه جدید در مناطق کویری و

شور. پایان نامه دوره دکتری، دانشگاه فردوسی مشهد.
۲- خزاعی، ح. ۱۳۸۱ . اثر تنش خشکی بر عملکرد و خصوصیات فیزیولوژیک ارقام مقاوم و حساس گندم و معرفی مناسب‌ترین شاخص های مقاومت به خشکی. پایان نامه دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد.
۳- علیزاده، ا. ۱۳۸۲. رابطه آب و خاک و گیاه. انتشارات امام رضا (ع). ص. ۴۷۲.
۴- کافی، م.، ا. برزوئی، م. صالحی، ع. کمندی، ع. معصومی و ج. نباتی. ۱۳۸۹. فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان. انتشارات جهاد دانشگاهی. ۵۰۲ صفحه.
۵- میر جلیلی، ع. ۱۳۸۴. گیاهان در محیط های تنش زا. انتشارات نوربخش. ۲۳۰ صفحه
6- Abdalla, M.M. and N.H. El-Khoshiban. 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: 2062-2074.
7- Belhassen, E. 1996. Drought in higher plants: Genetical, physiological and molecular biological analysis. ENSA-INRA SGAP, Montpellier, France. 152 pp.
8- Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. Annual Review of Plant Physiology. 30: 195-238.
9- Blum, A., G. Gozlan, and J. Mayer. 1981. The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. crop Science. 21: 495-499.
10- Castrillo, M., and I. Turujillo. 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 Journal. 30: 175-181.
11- Giardi, M.T., A. Cona, and B. Geiken. 1995. Photosystem II core phosphorylation heterogeneity and the regulation of electron transfer in higher plants: Bioelectrochemistry and Bioenergetics. 38: 67-75.
12- Katerji, N., J.W. Van Hoorn, A. Hamdy, and M. Mastrorilli. 2000. Salt tolerance classification of crops according to soil salinity and to water stress day index. Agricultural Water Management. 43:99-109.
13- Lieth, H., and M. Lohmann. 2000. Cash crop halophytes for future halophyte growers. Institute of Environmental Systems Research, University of Osnabrück.
14- Mengistu, L.W., and C.G. Messersmith. 2002. Genetic diversity of kochia. Weed Science. 50:498-503.
15- Miyashita, K., S. Tanakamaru, T. Maitani, and K. Kimura. 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., H. Saneoka, K. Fujita, and S. Ogata. 1992. Seasonal changes in leaf water relations and cell membrane stability in Orchardgrass. Journal of Agricultural Science. 121: 169-175.
17- Ritchie, S.W., H.T. Nguyen, and A.S. Haloday. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotype differing in drought resistance. Crop Science. 30:105-111.
18- Sajjadinia A., A. Ershadi, H. Hokmabadi, M. Khayyat, and M. Gholami. 2010. Gas exchange activities and relative water content at different fruit growth and developmental stages of on and off cultivated pistachio trees. American Journal of Agricultural Economics. 1:1-6.
19- Sanchez-Rodrıguez, E., M. Rubio-Wilhelmi, L.M. Cervilla, B. Blasco, J.J. Rios, M.A. Rosales, L. Romero, and J.M. Ruiz. 2010. Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. Plant Science. 178:30–40.
20- Sairam, R.K., K.V. Rao and G.C. Srivastava. 2002. Differential response of wheat genotypes to longterm salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. Plant Science. 163. 1037–1046.
21- Shiferaw, B., and D.A. Baker. 1996. An evaluation of drought screening techniques for *Eragrostis tef*. Tropical Science. 36: 74-85.
22- Singh, M., J.P. Srivastava, and A. Kumar. 1992. Cell membrane stability in relation to drought tolerance in wheat genotypes. Journal of Agronomy and Crop Science. 168: 186-190.