تأثیر کمبود فسفر بر تحمل تنش خشکی در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersum* L.)

رقیه حاجی بلند*، الناز رادپور و باهره پاسبانی

تبریز، دانشگاه تبریز، دانشکده علوم طبیعی، گروه زیست‌شناسی گیاهی

تاریخ دریافت: ۹۱/۶/۱۱ تاریخ پذیرش: ۹۲/۹/۹

چکیده

با توجه به اینکه کمبود فسفر موجب کاهش توانایی جذب آب می‌شود، اثر تشدیدکنندگی احتمالی کمبود فسفر بر تنش خشکی در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (ارقام بهتا و پیاذر) مطالعه گردید. گیاهان در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در شرایط آبیاری (۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) در گلخانه و بستر پرلیت به مدت ۸ هفته کاشته و بعد برداشت شدند. وزن خشک اندام هوایی و ریشه، فلوئورسانس کلروفیل و فتوسنتز تحت تأثیر تیمارهای کمبود فسفر و خشکی کاهش یافت و شدت کاهش در رقم بهتا بیش از رقم پیاذر بود. غلظت کلروفیل تحت تأثیر کمبود فسفر بصورت معنی‌داری کاهش یافت ولی غلظت آنتوسیانین‌های برگ افزایش پیدا کرد. بعکس، خشکی موجب کاهش غلظت آنتوسیانین‌ها شد. غلظت قندهای محلول و آمینواسیدهای آزاد تحت تأثیر کمبود فسفر، خشکی و یا هر دو افزایش یافت، ولی اجزای پتانسیل آب برگ تحت تأثیر تیمارها قرار نگرفتند. نتایج نشان داد که رقم بهتا به هر دو تنش کمبود فسفر و خشکی حساس‌تر از رقم پیاذر بوده، با این‌حال کمبود فسفر و خشکی موجب تشدید تأثیر یکدیگر نشدند. بنابراین به نظر می‌رسد افزایش انباشتگی قندهای محلول و آمینواسیدهای آزاد و کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط کمبود فسفر که به‌ترتیب موجب افزایش توانایی جذب آب و کاهش اتلاف آن شدند، از عوامل جلوگیری از این اثر تشدیدکننده بودند.

واژه‌های کلیدی: روابط آبی، خشکی، فتوسنتز، قندهای غیرساختاری، کمبود فسفر

* نویسنده مسئول، تلفن: ۳۳۹۲۷۱۹ ۰۴۱۱ ، پست الکترونیکی: ehsan@tabrizu.ac.ir

مقدمه

فسفر یکی از عناصر پرمصرف غذایی است که دارای نقش‌های متعددی در ساختار سلول و عملکرد کاتالیتیک در متابولیسم گیاهان است. این عنصر در ساختمان اسیدهای نوکلئیک و فسفولیپیدها شرکت می‌کند، و جزء مهمی از مولکول‌هایی مانند ATP و کوآنزیم‌ها بوده و با تشکیل استر با ترکیباتی نظیر قندها، ایجاد مولکول‌های واکنشگر می‌نماید و در نتیجه در متابولیسم انرژی دارای نقش کلیدی است (۱۳).

کمبود فسفر موجب اختلال در رشد گیاه شده و جنبه‌های مختلف متابولیسم آن را تحت تأثیر قرار می‌دهد. البته فعالیت آنزیم‌های مهم تثبیت دی‌اکسیدکربن در شرایط کمبود فسفر کاهش می‌یابد. همچنین کمبود بلندمدت فسفر موجب کاهش فتوسنتز به دلیل کاهش بازیافت ریبولوز بیس فسفات و ATP می‌شود (۱۶). صادرات فراورده‌های فتوسنتزی نیز در کمبود فسفر به دلیل کاهش دسترسی به ATP و کاهش تقاضای اندام‌های مخزن افت می‌کند (۲۹). با این‌حال به دلیل این که کمبود فسفر همزمان موجب ممانعت از رشد گیاه و کاهش مصرف قندها می‌شود، انباشتگی فراورده‌های فتوسنتزی یکی از عوارض کمبود این عنصر در گیاهان است (۱۳). همچنین کمبود فسفر

موجب کاهش فعالیت ناقل همبر فسفات و تریوز فسفات در غشای کلروپلاستی شده و به دلیل انباشتگی گلیسرآلدئید-۳- فسفات در استروما و تحریک فعالیت ADP- گلوکز پیروفسفریلاز، نشاسته بیشتری ساخته می شود (۲۶).

یکی دیگر از مهمترین نتایج کمبود فسفر در گیاهان، کاهش گسترش سلول، جلوگیری از رشد برگ‌ها و کوتاهی قد گیاهان است. این عوارض به دلیل کاهش هدایت هیدرولیک ریشه در شرایط کمبود فسفر است، بنابراین در دسترس نبودن آب کافی برای گسترش سلول‌ها در اندام هوایی، موجب کوچک ماندن برگ‌ها و جلوگیری از رشد اندام هوایی است (۶). کمبود فسفر موجب افزایش انتقال آبسیزیک اسید در آوند چوب می‌شود (۱۷) که ممکن است مربوط به اختلال در روابط آبی گیاه باشد.

کمبودهای تغذیه‌ای در گیاهان، موجب افزایش حساسیت آنها به تنش‌های محیطی می‌شود (۱۰). این فرایند ممکن است بصورت غیرمستقیم رخ دهد، به نحوی که کاهش عمومی رشد و نمو و قدرت رقابت به دنبال کمبود تغذیه ای، موجب کاهش بیش از پیش تولید ماده خشک در شرایط تنش‌بار محیطی می‌گردد. در برخی شرایط تأثیر کمبود تغذیه‌ای بر افزایش حساسیت به تنش محیطی، مستقیم است؛ به‌طوری‌که به دلیل نقش ویژه یک عنصر در متابولیسم و کارکرد یک مسیر آنزیمی معین، کمبود عنصر فوق بطور مستقیم موجب افزایش حساسیت به تنش محیطی خاص می‌گردد (۱۰). مثال‌هایی از اثر کمبود تغذیه‌ای روی افزایش حساسیت به تنش‌های محیطی، تأثیر کمبود پتاسیم در افزایش حساسیت به تنش خشکی، کمبود ازت و مولیبدن در کاهش تحمل به سرما و کمبود روی در افزایش حساسیت به شدت‌های بالای نور است (۱۰). همچنین کمبودهای تغذیه‌ای موجب برهم خوردن تعادل در تولید هورمون‌ها شده و از این طریق رشد گیاهان و تحمل تنش تحت تأثیر قرار می‌گیرد. کمبود ازت و فسفر موجب به‌هم خوردن تعادل آبسیزیک اسید و سیتوکینین‌ها می‌شود (۳۶).

خشکی یکی از تنش‌های مهم محیطی است که تولیدات کشاورزی را به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک دنیا تهدید می‌کند. تحمل تنش خشکی وابستگی زیادی به گونه گیاهی و نیز ژنوتیپ یا رقم آن دارد (۲و۵). علاوه بر این، وضعیت تغذیه‌ای گیاه نیز روی درجه تحمل آن به خشکی مؤثر است. کمبود پتاسیم موجب تشدید اثر تنش خشکی می‌شود و یا کاربرد کودهای سدیمی موجب تحمل بیشتر کم آبی می‌گردد که به دلیل افزایش فشار اسمزی سلول‌ها و افزایش قدرت جذب آب است (۳۵). با این‌حال، گزارش منتشر شده‌ای در مورد اثر کمبود فسفر روی تحمل تنش خشکی انجام نشده است. با توجه به اینکه کمبود فسفر موجب کاهش قدرت جذب ریشه ای آب می‌شود، انتظار می‌رود توانایی مقابله با خشکی در گیاهان دچار کمبود فسفر به دلیل تأثیر مستقیم کمبود این عنصر بر هدایت هیدرولیک ریشه‌ها، کاهش یابد. افزایش رشد ریشه و کاهش همزمان سطح برگ‌ها به‌عنوان سطح تعرق کننده در شرایط خشکی، مشابه پاسخی است که در شرایط کمبود فسفر نیز در گیاهان دیده می‌شود و هر دو با واسطه آبسیزیک اسید عملی می‌گردد (۳۶). در عین حال، افزایش انباشتگی قندها که در کمبود فسفر رایج است (۱۳)، می تواند به دلیل نقش آنها به‌عنوان مواد ایجاد کننده فشار اسمزی در مقابله با خشکی مؤثر باشد. بنابراین تأثیر کمبود فسفر می‌تواند موجب تشدید اثر خشکی به دلیل کاهش هدایت هیدرولیک ریشه‌ها و یا موجب تخفیف آن به دلیل افزایش فشار اسمزی شود.

گیاه گوجه‌فرنگی گونه‌ای اقتصادی است و تولید آن بصورت مزرعه‌ای و گلخانه‌ای در کشور مرسوم است. ارقام مختلفی از این گونه در ایران کشت می‌شود که برخی از آنها به دلیل پرمحصول بودن، زودرس بودن و یا کیفیت میوه بر ارقام دیگر ترجیح دارند. با اینحال ویژگی‌های

دیگر این ارقام از نظر تحمل کمبودهای تغذیه‌ای و یا شرایط تنشی بندرت مورد بررسی قرار گرفته‌اند (۱). در این پژوهش اثرات کمبود فسفر در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی شامل یک رقم بومی و یک رقم وارداتی، مورد مطالعه قرار گرفته و علاوه بر بررسی درجه تحمل کمبود فسفر، اثر خشکی به تنهایی و یا در ترکیب با کمبود فسفر در این ارقام مورد مطالعه قرار گرفته است. هدف از این پژوهش علاوه بر معرفی رقمی با تحمل بیشتر نسبت به کمبود فسفر و تنش خشکی، مطالعه اثرات فیزیولوژیک تیمار همزمان کمبود فسفر و تنش خشکی بوده است. به این منظور شاخص‌های فیزیولوژیک رشد و فتوسنتز گیاهان و روابط آبی آنها بررسی شده و تأثیر کمبود فسفر بر این شاخص‌ها در شرایط آبیاری و خشکی مورد مطالعه قرار گرفته است.

مواد و روشها

کشت گیاهان و تیمارها: دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersum* L.) شامل رقم تجاری بهتا و رقم محلی پیاذر به‌ترتیب از فروشندگان بذر و زارعان محلی تهیه شد. پس از انتخاب بذرهای سالم و یکنواخت، با استفاده از هیپوکلریت سدیم تجاری (۱۰ درصد) ضدعفونی سطحی شده و پس از شستشو با آب مقطر به تشتک‌های حاوی پرلیت شسته شده و مرطوب برای جوانه‌زنی در تاریکی منتقل شدند. دانه‌رست‌های سه‌روزه به روشنایی منتقل شدند و آبیاری آنها با محلول غذایی هوگلند (۱۴) و یا آب مقطر انجام شد. پس از یک هفته پیش کشت، گیاهان به گلدان‌های دو لیتری منتقل شده و دو تیمار فسفر شامل کفایت (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر اعمال گردید و دو تیمار آبیاری شامل شاهد (آبیاری در حد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (آبیاری در حد ۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) آغاز شد. حجم محلول غذایی مورد استفاده به ازای هر گیاه از ۱۰۰ میلی‌لیتر در هفته آغاز و در مراحل پایانی رشد به ۳۰۰ میلی لیتر در هفته رسید. افزودن آب و یا محلول غذایی برای رساندن گلدان‌ها به ظرفیت مزرعه‌ای مورد نظر، بعد از توزین روزانه انجام شد. گیاهان در شرایط گلخانه با دوره روشنایی ۱۶ ساعت/۸ ساعت، رطوبت ۳۰/۴۰ درصد و دمای ۲۸/°C °C ۱۹ (به‌ترتیب در دوره روشنایی/تاریکی) و شدت نور ۴۰۰ میکرومول/ مترمربع/ثانیه رشد داده شدند. هشت هفته پس از آغاز تیمارها، گیاهان برداشت شدند.

برای تعیین وزن خشک، نمونه‌ها در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت خشک شدند، سپس وزن آنها تعیین گردید. سنجش شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل و تبادل گاز بر روی سومین برگ جوان و قبل از برداشت و توزین گیاهان انجام شد و سنجش رنگیزه‌ها و متابولیت‌ها بر روی نمونه‌های تازه برداشت شده و یا نگهداری شده در ازت مایع انجام گردید.

سنجش شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل: برای تعیین فلوئورسانس کلروفیل، از دستگاه فلوئورسانس‌سنج (OPTI-SCIENCES, ADC, UK) استفاده گردید. شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل در برگ‌های سازش یافته با تاریکی شامل F_0 (فلوئورسانس پایه) و F_m (فلوئورسانس بیشینه) و شاخص‌های فوق در برگ‌های سازش یافته با روشنایی شامل F_t (شدت فلوئورسانس پایه) و F_{ms} (شدت فلوئورسانس بیشینه) اندازه‌گیری شد. سپس محاسبات لازم برای بدست آوردن سایر شاخص‌ها ازجمله نسبت فلوئورسانس متغیر به پایه (F_v/F_0)، کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m)، کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m)، خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (q_P) و غیر فتوشیمیایی (q_{NP}) انجام گردید (۲۷). برای اندازه‌گیری شاخص‌های مختلف تبادل گاز فتوسنتزی از دستگاه مربوط (LCA_4, ADC, UK) استفاده شد. شاخص‌های اندازه‌گیری شده شامل شدت فتوسنتز (A) بر حسب $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$، تعرق (E) بر حسب $mmol\ m^{-2}s^{-1}$ و هدایت روزنه‌ای (g_s)

برحسب $molm^{-2}s^{-1}$ بود.

سنجش رنگیزه‌های برگ : برای سنجش مقدار رنگیزه‌های برگ، نمونه‌های گیاهی با آب دوبار تقطیر شستشو شده و بر روی کاغذ صافی خشک شدند. پس از اندازه‌گیری وزن تر (تقریباً ۲۰۰ میلی‌گرم)، نمونه‌ها در داخل ورقه آلومینیومی قرار گرفته و در ازت مایع تا زمان سنجش نگهداری شدند. استخراج ماده مورد نظر با استفاده از حلال مربوطه بر روی یخ و با هاون چینی سرد انجام شد. غلظت کلروفیل و کاروتنوئیدها به وسیله اسپکتروفتومتر، بعد از ۲۴ ساعت استخراج در استن ۱۰۰ درصد تعیین شد. جذب در ۶۶۲، ۶۴۵ و ۶۶۲ و ۴۷۰ نانومتر اندازه‌گیری شده و غلظت کلروفیل b, a و کاروتنوئیدها طبق فرمول‌های مربوطه محاسبه شد (۲۰). برای سنجش فلاونوئیدها نمونه‌های برگ در متانول حاوی آلومینیوم کلرید ۲ درصد (یک میلی‌لیتر برای ۲۰۰ میلی‌گرم وزن تر) استخراج شده و پس از سانتریفوژ، روشناور برداشت و جذب آن در طول موج ۴۱۵ نانومتر قرائت شد. از غلظت های مختلف کوئرستین (صفر تا ۲۰ میلی‌گرم در لیتر) به‌عنوان استاندارد استفاده گردید و مقدار فلاونوئیدها براساس mg quercetin g^{-1} FW محاسبه شد (۳۴). برای سنجش آنتوسیانین، عصاره حاصل از استخراج در حلال متانول: هیدروکلریک اسید (۹۸ v/v : ۲) به مدت ۲۰ دقیقه در g ۱۰۰۰ سانتریفوژ گردید. ۰/۵ میلی‌لیتر از محلول روشناور با ۴۹/۵ میلی‌لیتر از بافر یک میلی‌مولار 2-(N-morpholino) ethanesulfonic acid (MES) با pHهای ۱ و ۴/۵ در بالن ژوژه‌های ۵۰ میلی‌لیتری ریخته شد، پس از ۳۰ دقیقه جذب در ۵۱۰ نانومتر اندازه‌گیری گردید. مقدار آنتوسیانین بر اساس mg cyanidin-3-glucoside g^{-1} FW گزارش شد (۳۰).

سنجش قندهای محلول و نشاسته: برای استخراج عصاره گیاهی به‌منظور سنجش کربوهیدرات‌ها از بافر فسفات پتاسیم ۱۰۰ میلی‌مولار (pH ۷/۵) استفاده شد. محلول روشناور برای سنجش قند محلول کل با استفاده از معرف آنترن- سولفوریک اسید و رسوب حاصل برای سنجش نشاسته با استفاده از معرف یداین- هیدروکلریک اسید مورد استفاده قرار گرفت. معرف آنترن - سولفوریک و عصاره گیاهی (روشناور) به نسبت ۵:۱ در داخل لوله‌های آزمایش شیشه‌ای ریخته شد و به مدت ۱۰ دقیقه در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد در درون حمام آب گرم قرار گرفت. بعد از سرد شدن، جذب در ۶۵۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. برای تهیه محلول‌های استاندارد از غلظت‌های ۰ تا ۲۰ میلی‌گرم گلوکز (Merck) استفاده شد و نتایج برحسب µg glucose g^{-1} FW بیان شد. رسوب حاصل از مرحله استخراج، در دی متیل سولفوکسید: هیدروکلریک اسید ۸ نرمال (۱:۴ V/V) حل شد و در ۱۲۰۰۰g به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفوژ گردید. معرف یداین، عصاره گیاهی و آب مقطر به نسبت ۱:۱:۵ در سل شیشه‌ای ریخته شد و بعد از ۱۵ دقیقه در دمای اتاق جذب نمونه‌ها در ۶۰۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. نتایج برحسب mg g^{-1} FW ارائه گردید. برای تهیه محلول‌های استاندارد از غلظت‌های ۰ تا ۱۰ میلی‌گرم نشاسته (Merck) استفاده شد (۲۲).

سنجش آمینواسیدهای آزاد و پروتئین محلول: برای سنجش غلظت آمینواسیدهای آزاد کل، نمونه‌ها در بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار (pH ۶/۸) همگن و استخراج شده و بعد از سانتریفوژ بر روی نمونه‌های روشناور معرف نین‌هیدرین (محلول ۱:۵ رقیق شده از ۳۵۰ میلی‌گرم نین‌هیدرین در ۱۰۰ میلی لیتر اتانول) اضافه گردید و ۷-۴ دقیقه در دمای ۱۰۰-۷۰ درجه سانتیگراد در حمام آب قرار گرفت. پس از سرد شدن در حمام آب سرد، جذب نمونه ها در طول موج ۵۷۰ نانومتر قرائت شد. از غلظت های مختلف گلیسین برای ترسیم منحنی استاندارد استفاده گردید (۱۵). غلظت پروتئین کل به روش برادفورد و با استفاده از سرم آلبومین گاوی (Merck) به‌عنوان استاندارد و معرف تجاری برادفورد (Sigma) سنجش گردید (۴).

سنجش اجزای پتانسیل آب برگ: پتانسیل آب برگ با استفاده از دستگاه اتاقک فشار (DTK-7000, Japan) اندازه‌گیری شد. برای تعیین پتانسیل اسمزی، برگ‌ها در هاون چینی و در دمای ۴ درجه سانتیگراد سائیده شده و شیره حاصل سانتریفوژ گردید. روشناور بدست‌آمده، برای تعیین فشار اسمزی با استفاده از اسمزسنج (Herman Roebling MESSTECHNIK, Germany) بکار رفت.

طرح آزمایشی و تجزیه داده‌ها: آزمایش در طرح بلوک های کامل تصادفی با دو سطح فسفر و دو سطح خشکی و چهار تکرار اجرا شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها با کمک نرم‌افزار سیگما استات (نسخه ۳/۰۲) با استفاده از تست توکی در سطح پنج درصد انجام گردید.

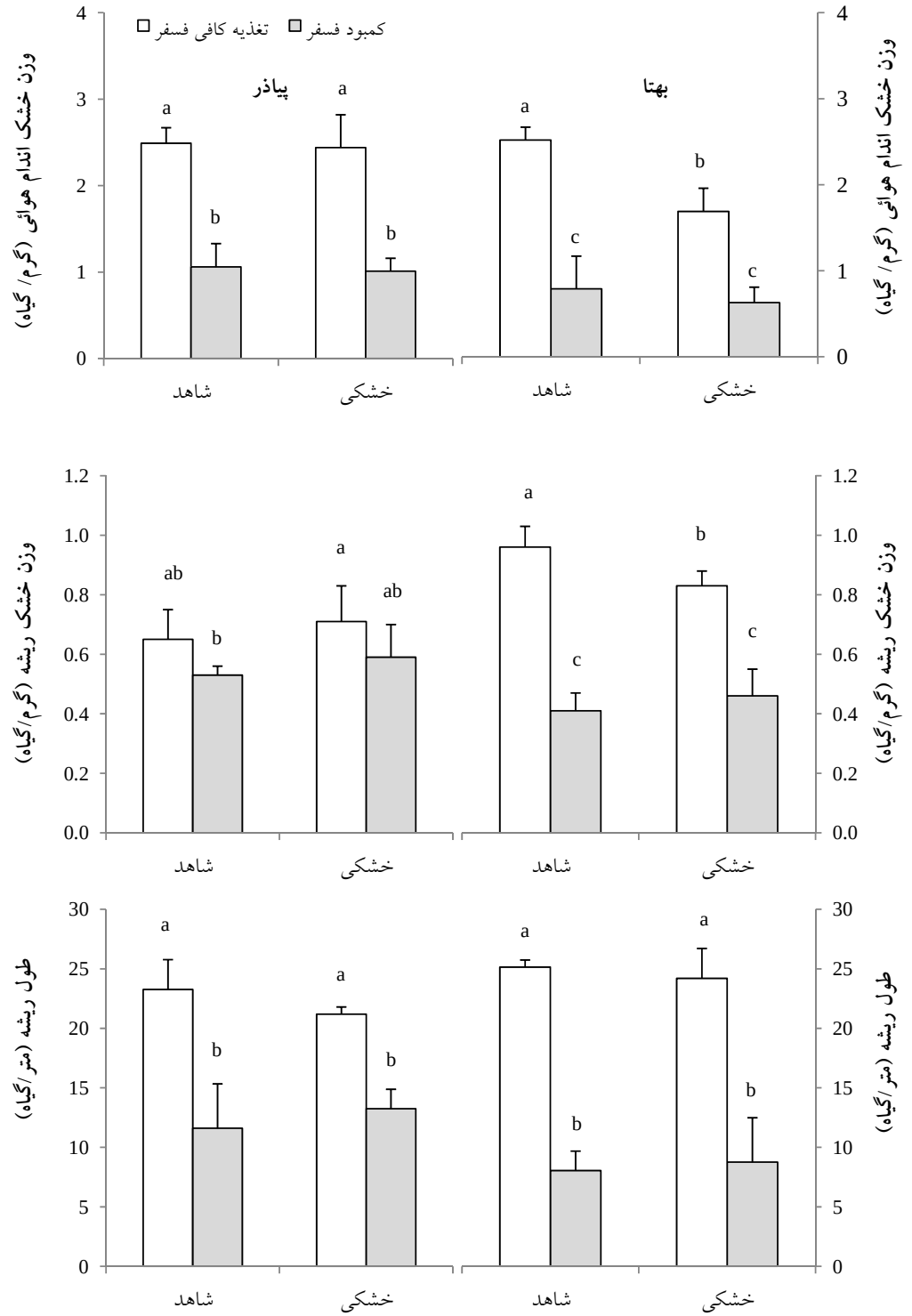
نتایج

رشد گیاهان در شرایط کمبود فسفر و تنش خشکی: وزن خشک اندام هوایی و ریشه، تحت تأثیر هر دو کمبود فسفر و خشکی کاهش یافت. با این‌حال، دو رقم مورد مطالعه تفاوت‌هایی از این نظر از خود نشان دادند. کاهش وزن خشک اندام هوایی و ریشه و طول ریشه تحت تأثیر کمبود فسفر در رقم پیاذر بمراتب کمتر از آن در رقم بهتا بود. این کاهش در مورد وزن خشک اندام هوایی ۵۷ و ۵۹ درصد، در رقم پیاذر ولی ۶۹ و ۶۳ درصد و در رقم بهتا (به‌ترتیب در شرایط شاهد و خشکی) بود. در رقم پیاذر وزن خشک ریشه بصورت معنی‌داری تحت تأثیر کمبود فسفر قرار نگرفت، در حالی که در مورد رقم بهتا کاهش وزن خشک ریشه و طول آن تحت تأثیر کمبود فسفر به بیش از ۶۰ درصد رسید. تیمار خشکی تنها در رقم بهتا و در شرایط تغذیه کافی فسفر موجب کاهش وزن خشک اندام هوایی و ریشه گردید و در مورد رقم پیاذر تأثیر معنی‌داری در هیچ کدام از شرایط تغذیه کافی و کمبود فسفر نداشت (شکل ۱).

غلظت رنگیزه‌های برگ، شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل و تبادل گاز: غلظت کلروفیل a و b هر دو تحت تأثیر کمبود فسفر بصورت معنی‌داری کاهش یافت، ولی اثر این تیمار روی غلظت کاروتنوئید و فلاونوئید برگ معنی دار نبود. این تغییرات در هر دو رقم بدون تفاوت قابل توجه مشاهده شد. بعکس سایر رنگیزه‌ها، غلظت آنتوسیانین در گیاهان دچار کمبود فسفر و در هر دو رقم تحت شرایط شاهد و خشکی افزایش یافت.

جدول ۱- غلظت (میلی‌گرم/گرم وزن تر) رنگیزه‌های مختلف برگ شامل کلروفیل a و b، کاروتنوئید، آنتوسیانین و فلاونوئید در دو رقم گیاه گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در شرایط آبیاری کافی (شاهد، ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) به مدت ۸ هفته رشد کرده‌اند. تفاوت بین اعداد مربوط به یک ستون و یک رقم که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند از نظر آماری معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

تیمار آبیاری	تیمار فسفر	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئید	آنتوسیانین	فلاونوئید
				رقم پیاذر		
شاهد	تغذیه کافی فسفر	۱/۷۷±۰/۲۸ a	۰/۹۸±۰/۰۶ a	۱۲۸±۹ a	۳/۷۱±۱/۲۰ b	۱۰/۹±۲/۳ b
	کمبود فسفر	۰/۹۶±۰/۰۶ b	۰/۴۳±۰/۰۳ b	۱۱۵±۱۲ ab	۶/۶۸±۱/۳۵ a	۹/۳±۰/۷ b
خشکی	تغذیه کافی فسفر	۱/۲۸±۰/۱۳ a	۰/۸۳±۰/۱۱ a	۹۸±۹ ab	۱/۲۳±۱/۶۴ b	۱۱/۱±۰/۵ b
	کمبود فسفر	۰/۹۲±۰/۰۷ b	۰/۳۳±۰/۰۷ b	۸۸±۵ b	۳/۸۳±۱/۰۲ b	۱۵/۵±۲/۸ a
				رقم بهتا		
شاهد	تغذیه کافی فسفر	۱/۴۳±۰/۱۸ a	۰/۹۳±۰/۱۲ a	۱۰۰±۱۰ a	۳/۳۴±۲/۴۹ b	۱۰/۸±۱/۵ ab
	کمبود فسفر	۰/۹۳±۰/۱۰ b	۰/۵۰±۰/۰۸ b	۱۰۹±۱۷ a	۱۱/۸۱±۱/۷۹ a	۹/۷±۰/۸ b
خشکی	تغذیه کافی فسفر	۱/۶۸±۰/۱۵ a	۰/۸۲±۰/۱۳ a	۱۲۶±۱۹ a	۳/۲۳±۱/۶۴ b	۱۲/۸±۱/۱ a
	کمبود فسفر	۰/۹۷±۰/۰۹ b	۰/۴۳±۰/۰۹ b	۱۱۴±۱۰ a	۶/۸۳±۱/۰۲ b	۹/۸±۰/۴ b



شکل ۱- وزن خشک اندام هوایی، ریشه و طول ریشه در دو رقم گیاه گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در شرایط آبیاری کافی (شاهد، ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) به مدت ۸ هفته رشد کرده‌اند. تفاوت بین اعداد مربوط به یک ستون و یک رقم که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند از نظر آماری معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

خشکی تأثیر قابل توجهی روی غلظت کلروفیل، کاروتنوئید و فلاونوئید نداشت، ولی موجب کاهش غلظت آنتوسیانین شد که در گیاهان دچار کمبود فسفر و در هر دو رقم، این کاهش معنی‌دار بود (جدول ۱).

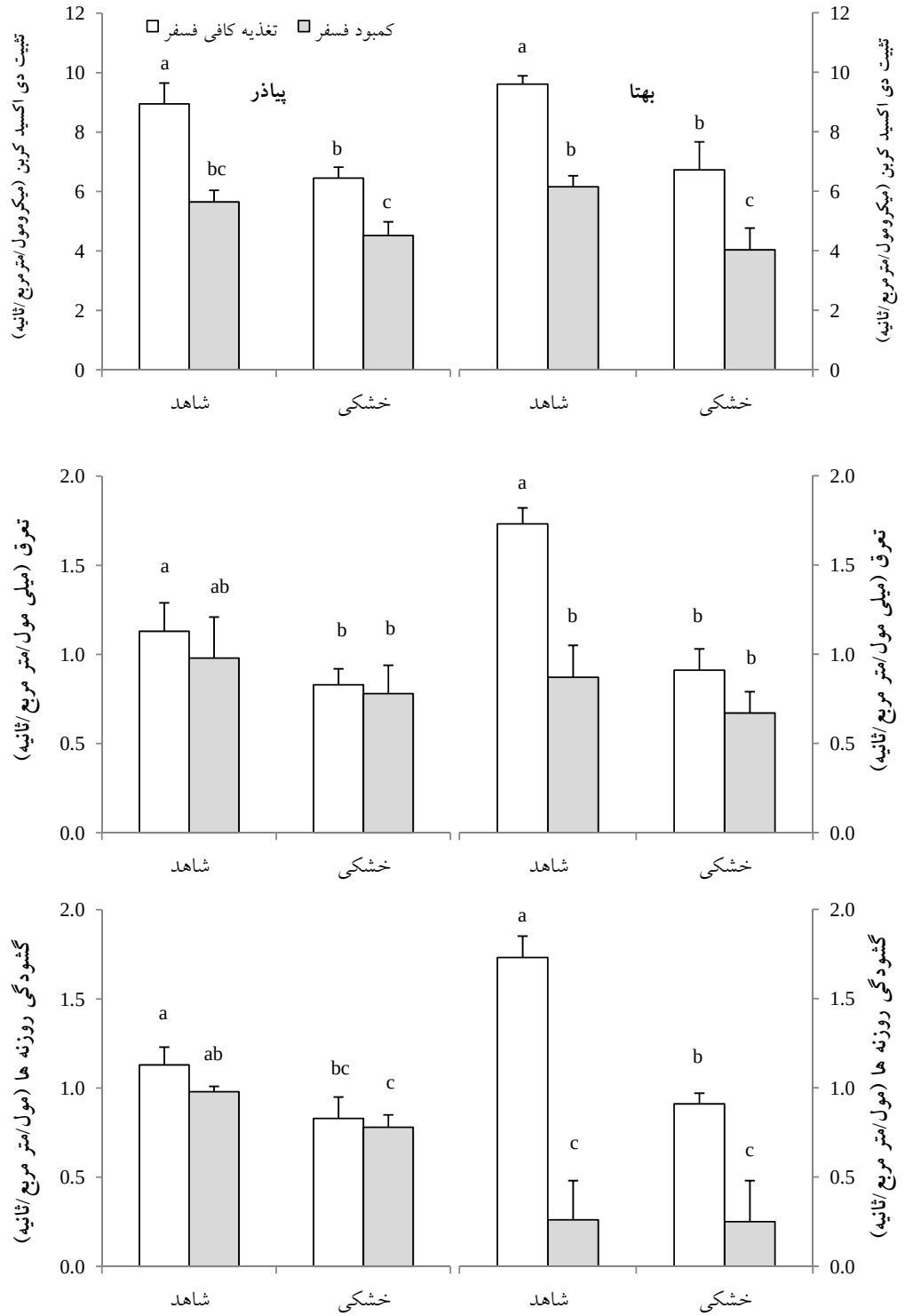
نسبت فلوئورسانس متغیر به پایه (F_v/F_0) و کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m) در هر دو رقم و در هر دو رژیم آبیاری تحت تأثیر کمبود فسفر کاهش یافت. با این‌حال، کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m) و خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (qP) تنها در رقم بهتا تحت تأثیر کمبود این عنصر افت کرد. خاموش‌شدگی غیر فتوشیمیایی (qN) بر خلاف شاخص‌های دیگر تحت تأثیر کمبود فسفر افزایش نشان داد که در هر دو رقم تنها در شرایط خشکی معنی‌دار بود. همچنین تأثیر خشکی بصورت افزایش معنی‌دار شاخص اخیر تنها در گیاهان دچار کمبود فسفر در رقم بهتا مشاهده شد. تیمار خشکی همچنین موجب کاهش شاخص‌های F_v/F_0، F_v/F_m و qP در هر دو شرایط تغذیه کافی و کمبود فسفر در هر دو رقم شد که در مورد F_v/F_0 و qP این تغییرات بطور عمده معنی‌دار بود (جدول ۲).

جدول ۲- شاخص‌های مختلف فلوئورسانس کلروفیل شامل نسبت فلوئورسانس متغیر به پایه (F_v/F_0)، کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m)، کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m)، خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (qP) و خاموش‌شدگی غیرفتوشیمیایی (qN) در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در شرایط آبیاری کافی (شاهد، ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) به مدت ۸ هفته رشد کرده‌اند. تفاوت بین اعداد مربوط به یک ستون و یک رقم که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند از نظر آماری معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

تیمار آبیاری	تیمار فسفر	F_v/F_0	F_v/F_m	F'_v/F'_m	qP	qN
			رقم پیاذر			
شاهد	تغذیه کافی فسفر	۵/۰۴±۰/۰۵ a	۰/۸۳±۰/۰۳ a	۰/۶۸±۰/۰۵ a	۰/۹۱±۰/۰۶ a	۰/۲۲±۰/۰۲ b
	کمبود فسفر	۱/۹۳±۰/۷۶ c	۰/۶۳±۰/۰۹ c	۰/۶۳±۰/۰۲ a	۰/۸۸±۰/۰۳ a	۰/۲۹±۰/۰۴ ab
خشکی	تغذیه کافی فسفر	۳/۶۸±۰/۱۲ b	۰/۷۹±۰/۰۲ b	۰/۶۳±۰/۰۲ a	۰/۷۸±۰/۰۲ b	۰/۲۲±۰/۰۵ b
	کمبود فسفر	۱/۹۹±۰/۳۷ c	۰/۷۰±۰/۰۳ bc	۰/۶۲±۰/۰۴ a	۰/۷۰±۰/۰۶ b	۰/۳۹±۰/۰۷ a
			رقم بهتا			
شاهد	تغذیه کافی فسفر	۴/۹۰±۰/۲۲ a	۰/۸۳±۰/۰۱ a	۰/۷۸±۰/۰۱ a	۰/۹۰±۰/۰۴ a	۰/۱۸±۰/۰۱ b
	کمبود فسفر	۲/۲۷±۰/۵۱ c	۰/۶۹±۰/۰۴ bc	۰/۶۹±۰/۰۵ a	۰/۷۳±۰/۰۴ b	۰/۱۷±۰/۰۹ b
خشکی	تغذیه کافی فسفر	۳/۲۴±۰/۱۷ b	۰/۷۵±۰/۰۳ ab	۰/۷۳±۰/۰۶ a	۰/۷۲±۰/۰۵ b	۰/۲۰±۰/۰۵ b
	کمبود فسفر	۱/۵۷±۰/۲۳ d	۰/۶۳±۰/۰۶ c	۰/۵۵±۰/۰۹ b	۰/۴۷±۰/۰۸ c	۰/۴۶±۰/۰۸ a

هر سه شاخص تبادل گاز شامل تثبیت دی اکسید کربن، تعرق و هدایت روزنه‌ای تحت تأثیر تیمارهای مستقل کمبود فسفر و تیمار خشکی کاهش یافت، با این‌حال شدت کاهش و معنی‌دار بودن آن از نظر آماری بستگی به رقم مورد بررسی و ترکیب تیماری نیز داشت. البته در شرایط آبیاری کافی، شدت کاهش هر سه شاخص در رقم بهتا (۵۸، ۵۰ و ۸۵ درصد به‌ترتیب در مورد تثبیت دی اکسید کربن، تعرق و هدایت روزنه‌ای) بیش از رقم پیاذر (۴۹، ۱۳ و ۱۳ درصد) بود. در شرایط خشکی، با این‌حال، تأثیر کمبود فسفر در کاهش این شاخص‌ها در برخی ترکیب‌های تیماری معنی‌دار نبود (شکل ۲).

غلظت مواد ایجاد کننده فشار اسمزی و روابط آبی گیاهان: غلظت قندهای محلول و نشاسته تحت تأثیر کمبود فسفر در هر دو اندام هوایی و ریشه افزایش یافت، هرچند این افزایش در برخی موارد تا بیش از ده برابر بوده ولی در موارد دیگر این تغییرات بمراتب کمتر و از نظر آماری نیز معنی‌دار نبود.



شکل ۲- شاخص‌های تبادل گاز برگ شامل شدت تثبیت دی اکسید کربن، شدت تعرق و درجه گشودگی روزنه‌ها در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در شرایط آبیاری کافی (شاهد، ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) به مدت ۸ هفته رشد کرده‌اند. تفاوت بین اعداد مربوط به یک ستون و یک رقم که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند از نظر آماری معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

با این‌حال، مقایسه دقیق داده‌ها نشان داد که تأثیر کمبود فسفر در افزایش غلظت قندهای محلول بمراتب بیش از آن در مورد نشاسته بوده است. از سوی دیگر در رقم پیاذر، تیمار خشکی نیز به‌ویژه در ترکیب با کمبود فسفر موجب افزایش غلظت قندهای محلول شد و به همین دلیل در بسیاری از موارد بیشترین غلظت قندهای محلول در این رقم در تیمار همزمان کمبود فسفر و خشکی مشاهده گردید. کمبود فسفر مشابه اثر بر روی غلظت قندهای محلول، موجب افزایش غلظت نشاسته البته با شدت کمتر و تنها در مورد اندام هوایی گردید. ولی خشکی، برخلاف اثر آن روی قندهای محلول موجب افزایش مقدار نشاسته نیز نشد (جدول ۳).

جدول ۳- غلظت (میلی‌گرم/گرم وزن تر) قند محلول کل و نشاسته در اندام هوایی و ریشه در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در شرایط آبیاری کافی (شاهد، ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) به مدت ۸ هفته رشد کرده‌اند. تفاوت بین اعداد مربوط به یک ستون و یک رقم که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند از نظر آماری معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

تیمار آبیاری	تیمار فسفر	قند محلول		نشاسته	
		اندام هوایی	ریشه	اندام هوایی	ریشه
		رقم پیاذر			
شاهد	تغذیه کافی فسفر	۸/۸±۰/۷۵ c	۱/۶±۱/۶ c	۱/۵۴±۰/۰۸ b	۰/۷۷±۰/۵۷ a
	کمبود فسفر	۹/۱۷±۱/۲۵ c	۷/۷±۱/۶ b	۲/۷۷±۰/۵۸ a	۱/۵۶±۰/۷۱ a
خشکی	تغذیه کافی فسفر	۱۲/۹±۱/۵۲ b	۳/۱±۱/۹ c	۱/۴۵±۰/۲۰ b	۰/۳۵±۰/۰۸ a
	کمبود فسفر	۱۷/۲±۰/۵۹ a	۱۱/۶±۱/۴ a	۲/۰۳±۰/۳۸ ab	۱/۲۸±۰/۹۴ a
		رقم بهتا			
شاهد	تغذیه کافی فسفر	۹/۲±۱/۴ b	۴/۱±۰/۹۶ b	۱/۴۴±۰/۲۹ b	۰/۷۳±۰/۵۰ a
	کمبود فسفر	۱۳/۷±۱/۷ a	۱۲/۹±۱/۲ a	۲/۲۹±۰/۰۲ a	۱/۰۴±۰/۳۶ a
خشکی	تغذیه کافی فسفر	۹/۶±۱/۶ b	۴/۵±۱/۰ b	۱/۲۰±۰/۰۵ ab	۰/۳۸±۰/۰۶ a
	کمبود فسفر	۱۵/۶±۱/۸ a	۱۳/۱±۲/۲ a	۱/۷۲±۰/۰۹ ab	۰/۴۷±۰/۱۶ a

مشابه قندهای محلول، غلظت آمینواسیدهای آزاد در پاسخ به کمبود فسفر در هر دو رقم افزایش یافت. تأثیر تیمار خشکی به اندام مورد نظر و رقم بستگی داشت. به نحوی که در اندام هوایی رقم پیاذر خشکی اثر معنی‌داری در غلظت آمینواسیدهای آزاد نگذاشت و در ریشه حتی کاهش را (در گیاهان دچار کمبود فسفر) موجب گردید. در مورد رقم بهتا، با این‌حال، خشکی موجب افزایش غلظت آمینواسیدهای آزاد در اندام هوایی شد ولی در ریشه مشابه رقم پیاذر، کاهش آن را (در گیاهان دچار کمبود فسفر) موجب گردید. برخلاف آمینواسیدهای آزاد، کمبود فسفر موجب کاهش غلظت پروتئین‌های محلول در اندام هوایی در هر دو رقم و در ریشه رقم بهتا گردید، ولی خشکی تأثیر معنی‌داری روی این شاخص نداشت. در ریشه نیز خشکی تأثیر معنی‌داری روی غلظت پروتئین‌های محلول نداشت ولی کمبود فسفر منحصرا در رقم بهتا غلظت پروتئین‌های محلول را کاهش داد، در حالی که در رقم پیاذر، موجب افزایش آن گردید (جدول ۴).

پتانسیل آب برگ تحت تأثیر کمبود فسفر اندکی افزایش یافت، ولی خشکی موجب کاهش مختصر آن شد، به هر حال هیچ‌کدام از این تغییرات از نظر آماری معنی‌دار نبود. در رقم بهتا، با این‌حال، پتانسیل اسمزی برگ در تیمار همزمان کمبود فسفر و خشکی از گیاهان شاهد و تغذیه شده با فسفر کافی بصورت معنی‌داری کمتر بود (جدول ۵).

جدول ۴- غلظت (میلی‌گرم/گرم وزن تر) آمینواسید کل و پروتئین محلول در اندام هوایی و ریشه در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در شرایط آبیاری کافی (شاهد، ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) به مدت ۸ هفته رشد کرده‌اند. تفاوت بین اعداد مربوط به یک ستون و یک رقم که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند از نظر آماری معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

تیمار آبیاری	تیمار فسفر	آمینواسید کل		پروتئین محلول	
		اندام هوایی	ریشه	اندام هوایی	ریشه
		رقم پیاذر			
شاهد	تغذیه کافی فسفر	۱۵/۲±۱/۸ b	۴/۸±۰/۸ c	۲۳/۳±۲/۶ a	۲/۷۴±۰/۶۵ b
	کمبود فسفر	۳۴/۲±۲/۶ a	۱۶/۹±۱/۱ a	۱۷/۳±۲/۷ b	۴/۷۲±۰/۲۲ a
خشکی	تغذیه کافی فسفر	۱۷/۸±۲/۷ b	۳/۹±۰/۷ c	۲۳/۴±۲/۱ a	۳/۴۷±۱/۱۱ ab
	کمبود فسفر	۳۶/۶±۵/۳ a	۱۳/۱±۰/۶ b	۱۹/۵±۲/۴ ab	۴/۶۵±۱/۲۲ a
		رقم بهتا			
شاهد	تغذیه کافی فسفر	۷/۲±۰/۸۵ d	۵/۵±۰/۶ c	۲۴/۵±۲/۹ a	۶/۶±۱/۸ a
	کمبود فسفر	۲۷/۵±۳/۵ b	۱۵/۱±۱/۵ a	۱۷/۸±۲/۹ b	۳/۷±۰/۷۴ b
خشکی	تغذیه کافی فسفر	۲۰/۴±۴/۴ c	۶/۶±۱/۵ c	۲۴/۴±۳/۳ a	۴/۱±۱/۱ ab
	کمبود فسفر	۳۶/۱±۳/۵ a	۱۱/۱±۲/ ۰ b	۱۸/۲±۱/۴ b	۳/۴±۱/۰ b

جدول ۵- پتانسیل آب و پتانسیل اسمزی (مگاپاسکال) برگ در دو رقم گیاه گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در شرایط آبیاری کافی (شاهد، ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) و خشکی (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) رشد کرده‌اند. تفاوت بین اعداد مربوط به یک ستون که با حروف یکسانی مشخص شده‌اند از نظر آماری معنی‌دار نبوده است ($P<0.05$).

تیمار آبیاری	تیمار فسفر	رقم پیاذر		رقم بهتا	
		پتانسیل آب	پتانسیل اسمزی	پتانسیل آب	پتانسیل اسمزی
شاهد	تغذیه کافی فسفر	−۰/۵۱±۰/۰۸ a	−۰/۶۶±۰/۰۶ a	−۰/۴۹±۰/۰۴ ab	−۰/۶۱±۰/۰۷ b
	کمبود فسفر	−۰/۵۰±۰/۰۴ a	−۰/۶۹±۰/۰۳ a	−۰/۴۰±۰/۰۹ b	−۰/۷۳±۰/۰۵ ab
خشکی	تغذیه کافی فسفر	−۰/۵۴±۰/۰۷ a	−۰/۶۸±۰/۰۷ a	−۰/۵۹±۰/۰۳ a	−۰/۷۳±۰/۰۴ ab
	کمبود فسفر	−۰/۵۲±۰/۰۶ a	−۰/۷۱±۰/۰۴ a	−۰/۵۱±۰/۰۵ ab	−۰/۸۱±۰/۰۷ a

بحث و نتیجه‌گیری

تحمل کمبود فسفر بین دو رقم بررسی شده متفاوت بود و رقم محلی پیاذر مقاومت بیشتری به کمبود فسفر از خود نشان داد که از کاهش کمتر وزن خشک اندام هوایی و ریشه در این رقم در مقایسه با رقم بهتا مشخص گردید. تفاوت بین ژنوتیپ‌ها و ارقام مختلف در تحمل کمبود فسفر تاکنون در چند گونه مطالعه شده و سازوکارهای مختلفی برای آن معرفی شده است (۱۷، ۲۴ و ۲۸). از مهمترین این سازوکارها می‌توان به کارکرد مؤثرتر ناقلین مسئول جذب فسفات، افزایش جذب فسفر به دنبال توسعه بیشتر ریشه‌ها و آزاد سازی بیشتر ترکیبات حل‌کننده فسفات نامحلول به خاک اشاره کرد (۳۱). در بررسی حاضر و برخلاف گزارش‌ها در مورد چند گونه دیگر (۱۹)، ریشه‌ها توسعه بیشتری در شرایط کمبود از خود نشان ندادند و از این نظر دو رقم بررسی شده نیز تفاوتی با یکدیگر نداشتند. از سوی دیگر نقش ترکیبات آزادکننده فسفات مانند اسیدهای آلی و فسفاتازها می‌تواند تنها در

مورد گیاهان رشد یافته در خاک موجب تفاوت‌های بین رقمی شود. بالاتر بودن بهره‌وری داخلی که به معنای اختصاص یافتن بیشتر فسفر به فعالیت‌های متابولیسمی به جای ذخیره، تخصیص بیشتر فسفر در شرایط کمبود به اندام‌های فتوسنتزی (به جای اندام‌های ذخیره‌ای) و نیز بازچرخش فسفر از برگ‌های مسن به برگ‌های در حال رشد است (۲۳ و ۳۲)، می‌تواند از دیگر دلایل احتمالی چنین تفاوت بین رقمی باشد و نیازمند مطالعه بیشتری است.

رقم پیاذر علاوه بر کمبود فسفر، تحمل بیشتری نسبت به خشکی در مقایسه با رقم بهتا داشت. نشان داده شده است که این رقم همچنین تحمل بیشتری به شوری در مقایسه با رقم بهتا دارد (۱۲). سازوکارهای احتمالی تحمل بیشتر به تنش خشکی در رقم پیاذر در مقایسه با رقم بهتا در محدوده‌ای که در این پژوهش مطالعه شده‌اند، در زیر مورد بحث قرار خواهند گرفت.

با در نظر گرفتن داده‌های وزن خشک می‌توان نتیجه گرفت که تنش خشکی موجب تشدید اثر کمبود فسفر نشد. همچنین کمبود فسفر اثر تنش خشکی را تشدید ننمود، بلکه بعکس تأثیر آن را کاهش داد، به نحوی که رشد گیاهان در شرایط کمبود فسفر تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت و از این نظر دو رقم تفاوتی نداشتند. این موضوع نشان‌دهنده عملکرد سازوکارهایی است که موجب شده گیاهان دچار کمبود فسفر مقاومت بیشتری نسبت به تنش خشکی پیدا کنند. در زیر به تعدادی از این سازوکارها اشاره خواهد شد.

کاهش غلظت کلروفیل در گیاهان دچار کمبود فسفر نشان می‌دهد که با وجود کاهش وزن و سطح برگ‌ها که در گیاهان دچار کمبود فسفر رایج است (۲۱) و در بررسی حاضر نیز مشاهده گردید، کلروفیل در ماده تر گیاه انباشته نشد، بلکه کاهش یافت. این موضوع نشان‌دهنده کاهش بیشتر سنتز کلروفیل در مقایسه با رشد برگ‌ها بود. با این‌که فسفر برخلاف عناصری مانند منیزیم و یا آهن که جزء سازنده کلروفیل بوده و یا در مراحل بیوسنتز این ترکیب دخالت می‌کنند (۱۳)، بطور مستقیم در سنتز و ساختار کلروفیل نقش ندارد، اما کاهش بیوسنتز آن می‌تواند به دلیل کاهش عمومی متابولیسم و دسترسی کمتر به ATP و یا کاهش سنتز غشاهای کلروپلاستی (۳) که محل استقرار کلروفیل است، باشد. در برخی گونه‌ها نه تنها غلظت کلروفیل در شرایط کمبود فسفر کاهش نمی‌یابد، بلکه به دلیل کاهش شدیدتر رشد برگ، افزایش نشان می‌دهد که با تیره‌تر شدن رنگ برگ‌ها قابل تشخیص است (۱۳). برخلاف کلروفیل، غلظت آنتوسیانین‌ها در کمبود فسفر افزایش یافت. افزایش غلظت آنتوسیانین‌های برگ و تغییر رنگ آن به ارغوانی از عوارض شناخته شده کمبود فسفر است و به سنتز بیشتر آنتوسیانین‌ها و نیز جلوگیری از رشد برگ و گسترش آن که به نوبه خود موجب انباشتگی بیشتر این رنگیزه در واحد وزن و سطح برگ می‌شود، نسبت داده شده است (۱۳). برخلاف کمبود فسفر، خشکی موجب کاهش غلظت آنتوسیانین‌ها شد. این کاهش می‌تواند موجب افزایش حساسیت به شدت‌های بالای نور در گیاهان دچار تنش خشکی شود، زیرا آنتوسیانین‌ها موجب حفاظت برگ‌ها در برابر نور آفتاب می‌شوند، بنابراین بازدارندگی نوری را کاهش می‌دهند (۹).

کمبود فسفر موجب تغییرات معنی‌داری در واکنش‌های فتوشیمیایی برگ شد که بخوبی در شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل منعکس گردید. کاهش نسبت F_v/F_0 نشانگر کاهش تعداد مراکز واکنشی و کاهش نسبت F_v/F_m بیانگر آسیب جدی به دستگاه فتوسنتزی است (۲۵). اثر فسفر بر روی واکنش‌های فتوشیمیایی می‌تواند بطور عمده غیرمستقیم باشد. کمبود فسفر موجب توقف کم و بیش در واکنش‌های تاریکی فتوسنتز که از نظر آنزیمی و کوآنزیمی به فسفر به‌عنوان یک عنصر ساختاری وابسته می‌باشند، می‌گردد (۱۳) و این امر موجب تولید الکترون‌های مازاد و خاموش نشده به دلیل کاهش خاموش‌شدگی فتوشیمیایی

(qP) می‌شود. از طرف دیگر بسته شدن روزنه‌ها که تحت تأثیر هر دو کمبود فسفر و تنش خشکی مشاهده شد، برگ را دچار کمبود دی اکسید کربن می‌نماید (۷) که به نوبه خود دلیل دیگری برای کاهش سرعت واکنش‌های تاریکی، افزایش الکترون‌های مازاد، بازدارندگی نوری و آسیب دستگاه فتوسنتزی است. در این بررسی، تفاوت‌های بین رقمی در تحمل کمبود فسفر، در شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل نیز منعکس گردید، به طوری که کاهش خاموش شدگی فتوشیمیایی (qP) تنها در رقم بهتا معنی‌دار بود و کاهش کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m) در رقم بهتا بیش از پیاذر بوده است. تنش خشکی نیز به نوبه خود موجب مهار واکنش‌های فتوشیمیایی برگ شد، همچنین تأثیر کمبود فسفر در گیاهان دچار تنش خشکی در کاهش شاخص‌های F_v/F_0، F'_v/F'_m و qP در رقم بهتا بمراتب بیش از رقم پیاذر بوده است.

کاهش سرعت تثبیت تاریکی (به دلایل ذکر شده در بالا) در شرایط کمبود فسفر و تنش خشکی باعث تولید الکترونهای مازاد و خاموش نشده می‌شود (۱۸). در این شرایط برگ‌ها با افزایش واکنش‌های غیرفتوشیمیایی (qN) موجب خاموشی الکترون‌های پرانرژی از طریق تبدیل به انرژی گرمایی و کاهش آسیب آنها به دستگاه فتوسنتزی می‌شوند (۱۸). در بررسی حاضر افزایش qN تنها در شرایط تیمار همزمان کمبود فسفر و خشکی معنی‌دار بود که علاوه بر تأیید تولید بیشتر الکترون‌های پرانرژی و مازاد در تیمار همزمان فوق، می‌تواند از آسیب بیش از پیش دستگاه فتوسنتزی جلوگیری کند، چنانکه نسبت F_v/F_m که کاهش در آن شاخص آسیب به دستگاه فتوسنتزی است، در شرایط تنش خشکی بیش از شاهد نبوده است.

کاهش تثبیت خالص دی اکسید کربن که در هر دو شرایط کمبود فسفر و خشکی مشاهده شد، می‌تواند هم به دلیل محدودیت روزنه‌ای (کاهش هدایت روزنه‌ای) و هم غیر روزنه‌ای (کاهش واکنش‌های فتوشیمیایی) باشد. کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط کمبود فسفر بطور عمده به کاهش فعالیت تلمبه‌های پروتون در گیاهان دچار کمبود نسبت داده شده است که به نوبه خود موجب کاهش ورود مواد ایجاد کننده فشار اسمزی مانند یون پتاسیم شده و روزنه‌ها در طی روز در حالت بسته و یا نیمه باز باقی می مانند (۱۳). همچنین کاهش بیشتر تثبیت خالص دی اکسید کربن در رقم بهتا در مقایسه با پیاذر که در بررسی حاضر مشاهده گردید، با تفاوت در هدایت روزنه‌ای بین این دو رقم همراه بود. البته مهار بیشتر واکنش‌های فتوشیمیایی (چنانچه در بالا به آن اشاره گردید) در رقم بهتا در مقایسه با پیاذر نیز می‌تواند دلیل دیگر سرعت تثبیت پایین‌تر در رقم بهتا باشد.

کمبود فسفر حتی در شرایط آبیاری کافی، موجب کاهش هدایت هیدرولیک ریشه و افت توانایی جذب و هدایت آب در این اندام می‌شود (۳۶). با این‌حال، کاهش تعرق که از دیگر عوارض کمبود فسفر بوده و در بررسی حاضر نیز مشاهده گردید، ممکن است قادر به ابقای پتانسیل آب در این گیاهان بوده و از کاهش بیش از پیش پتانسیل آب به‌ویژه در شرایط تنش خشکی جلوگیری نماید. البته در داده‌های بررسی حاضر نیز پتانسیل آب گیاهان در شرایط کمبود فسفر تا حد زیادی ثابت باقی ماند.

غلظت قندهای محلول در شرایط کمبود فسفر و تنش خشکی، هر دو افزایش یافت و به همین دلیل بیشترین غلظت این ترکیب در تیمار همزمان کمبود فسفر و خشکی مشاهده شد. انباشتگی فراورده‌های فتوسنتزی در کمبودهای تغذیه‌ای دیگر مانند بور (۱۱) نیز رایج است و به کاهش مصرف فراورده‌ها و کاهش تقاضای اندام‌ها به دلیل کاهش رشد برمی‌گردد (۸). این انباشتگی نه تنها در ریشه به‌عنوان یک اندام مخزن دیده شد، بلکه در اندام‌های منبع (برگ) نیز احتمالا به دلیل کاهش کمتر فتوسنتز در مقایسه با متابولیسم و مصرف فراورده‌ها (۸) رخ داد. منشأ قندهای محلول ریشه، برگ‌هاست که در شرایط کمبود

فسفر انتقال آبکشی آنها به ریشه افزایش می‌یابد که به نوبه خود موجب گسترش بیشتر ریشه در برخی گونه‌ها می‌شود (۱۹). در این بررسی، با این‌حال، افزایش انتقال قندهای محلول به ریشه بدون تأثیر مثبت بر رشد ریشه بوده است. انباشتگی قندهای محلول در ریشه می‌تواند موجب افزایش فشار اسمزی و توانایی بیشتر جذب آب از بستر خشک شود، چنانچه افزایش (هرچند مختصر) فشار اسمزی (کاهش پتانسیل اسمزی) در داده‌های بررسی حاضر نیز می‌تواند در کنار تعرق، عامل دیگری در ابقای پتانسیل آب گیاهان در تیمار کمبود فسفر و خشکی و نیز تیمار همزمان، بوده باشد.

مشابه آنچه در مورد فراورده‌های فتوسنتزی مشاهده گردید، آمینواسیدهای آزاد در برگ گیاهان دچار کمبود فسفر (هر دو رقم) و نیز تحت تنش خشکی (تنها در رقم بهتا) انباشته گردید. با این‌حال، در ریشه تنها کمبود فسفر موجب انباشتگی آمینواسیدهای آزاد شد و خشکی چنین تأثیری نداشت. کاهش سنتز پروتئین در شرایط کمبود فسفر (۱۳) از دلایل انباشتگی آمینواسیدهای آزاد بوده، چنانچه در کمبود ازت و پتاسیم نیز گزارش شده است (۳۳). البته در شرایط کمبود فسفر، غلظت تمام انواع آمینواسیدها بصورت برابر افزایش نمی‌یابد، در این میان افزایش گلوتامین و آرژینین بیش از سایر آمینواسیدها و آمیدها در کمبود این عنصر رایج است (۳۳)، به‌طوری‌که کاهش غلظت پروتئین های محلول در ریشه رقم بهتا برخلاف رقم پیاذر، مجددا منعکس کننده حساسیت بیشتر این رقم به کمبود فسفر است.

با توجه به نقش مهم غلظت عوامل ایجاد کننده فشار اسمزی در ریشه برای جذب آب، نتایج بررسی حاضر نشان می‌دهد که قندهای محلول ریشه می‌توانند در افزایش جذب آب توسط ریشه هم در شرایط کمبود فسفر (برای جبران کاهش هدایت هیدرولیک آب ریشه‌ها) و هم در شرایط خشکی (و نیز تیمار توام) نقش مهمی ایفا نمایند. آمینواسیدهای آزاد، با این‌حال، چنین نقشی را تنها در شرایط کمبود فسفر (و یا تیمار همزمان) ایفا می‌نمایند و نقشی در افزایش توانایی جذب ریشه‌ای آب در شرایط خشکی ندارند. البته در مورد برگ‌ها، آمینواسیدهای آزاد (مشابه قندهای محلول)، می‌توانند با افزایش پتانسیل اسمزی، تبخیر از سطح داخلی سلول‌های این اندام را کاهش و بنوبه خود نقشی در کاهش تعرق در هر دو تیمار (بصورت منفرد و یا همزمان) ایفا نمایند؛ هرچند کاهش هدایت روزنه‌ای در کمبود فسفر و خشکی نیز به نوبه خود در کاهش اتلاف آب و ابقای پتانسیل آب برگ‌ها به‌ویژه در تیمار همزمان، مؤثر بوده است.

منابع

۱- مختاری، ا. گنجعلی، ع. ابریشم‌چی، پ. (۱۳۸۹) تاثیر بهبود دهنده کلرید و سولفات کلسیم بر رشد، میزان پروتئینهای محلول، قندهای محلول، پرولین و برخی عناصر معدنی (سدیم، پتاسیم) در برگ گیاه گوجه فرنگی (*Lycopersicum esculentum* var Mobile) تحت تنش شوری. مجله زیست شناسی ایران دوره ۲۳، شماره ۱، صفحه ۷۲-۶۲.

۲- میرزایی، م. معینی، ا. قناتی، ف. (۱۳۹۲) اثر تنش خشکی بر میزان پرولین و قندهای محلول گیاهچه‌های کلزا (*napus Brassica*). مجله زیست شناسی ایران دوره ۲۶، شماره ۱، صفحه ۹۰-۹۸.

3- Andersson, M.X., Stridh, M.H., Larsson, K.E., CLiljenberg, C., Sandelius, A.S. (2003) Phosphate-deficient oat replaces a major portion of the plasma membrane phospholipids with the galactolipid digalactosyldiacylglycerol. FEBS Letters, 537: 128–132.

4- Bradford, M.M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantitative titration of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry, 72: 248-254.

5- Chaves, M.M., Marco, J.P., Periera, S. (2003) Understanding plant responses to drought from

genes to the whole plant. Funct. Plant Biol. 30: 239–264.

6- Chiera, J., Thomas, J., Rufty, T. (2002) Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. J. Exp. Bot. 53: 473–481.

7- Cornic, G. (1994) Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: Photoinhibition of photosynthesis (eds. Baker, N. R. and Bowyer, J. R.) 297–313. Oxford BIOS, Scientific Publishers Ltd. U.K.

8- Engels, C., Kirkby, E., White, P. (2012) Mineral nutrition, yield and source-sink relationship. In: Marschner's mineral nutrition of higher plants (ed. Marschner, P.) 85-134. Academic Press, London, U.K.

9- Farrant, J.M. (2000) A comparison of mechanisms of desiccation tolerance among three angiosperm resurrection plant species. Plant Ecol. 151: 21–39.

10- Hajiboland, R. (2012) Effect of micronutrient deficiencies on plants stress responses. In: Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability. P. Ahmad and M.N.V. Prasad (eds), Springer, New York, pp. 283–331.

11- Hajiboland, R., Farhanghi, F. (2010) Remobilization of boron, photosynthesis, phenolic metabolism and anti-oxidant defense capacity in boron-deficient turnip (*Brassica rapa* L.) plants. Soil Sci. Plant Nutr. 56: 427–437.

12- Hajiboland, R., Aliasgharzadeh, N., Farsad Laiegh, S., Poschenrieder, C. (2010) Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. Plant Soil 331: 313–327.

13- Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Skrumsager Moller, I. White, P. (2012) Functions of macronutrients. In: Marschner's mineral nutrition of higher plants (ed. Marschner, P.) 135–189. Academic Press, London, U.K.

14- Hoagland, D.R., Arnon, D.I. (1950) The water culture method for growing plants without soil. California Agricultural Experimental Station Circular 347, Berkeley, CA, U.S.A.

15- Hwang M., Ederer, G.M. (1975) Rapid hippurate hydrolysis method for presumptive identification of group B streptococci. J Clin Microbiol 1: 114–115.

16- Jacob, J., Lawlor, D.W. (1992) Dependence of photosynthesis of sunflower and maize on phosphate supply, ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/ oxygenase activity, and ribulose-1,5-biphosphate pool size. Plant Physiol. 98: 801–807.

17- Jeschke, W.D., Peuke, A.D., Pate, J.S., Hartung, W. (1997) Transport synthesis and catabolism of abscisic acid (ABA) in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.) under phosphate deficiency and moderate salinity. J. Exp. Bot. 48: 1737–1747.

18- Krause, G.H., Jahns, P. (2004) Non-photochemical energy dissipation determined by chlorophyll fluorescence quenching: characterization and function. In: Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis (eds. Papageorgiou G. C. and Govindjee, P.) 463–495. Springer, Dordrecht, Netherland.

19- Lambers, H., Shane, M.W. (2007) Role of root clusters in phosphorus acquisition and increasing biological diversity in agriculture. In: Scale and complexity in plant systems research: gene-plant-crop relations (eds. Spiertz, J. H. J., Struik, P. C. and van Laar, H. H.) 237–250. Springer, Berlin, Germany.

20- Lichtenthaler, H.K., Wellburn, A.R. (1985) Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf in different solvents. Biochem. Soc. Transact. 11: 591–592.

21- Lynch J., Läuchli, A., Epstein E. (1991) Vegetative growth of the common bean in response to phosphorus nutrition. Crop Sci. 31: 380–387.

22- Magné, C., Saladin, G., Clément, C. (2006) Transient effect of the herbicide flazasulfuron on carbohydrate physiology in *Vitis vinifera*. Chemosphere 62: 650–657.

23- Marschner, H., Kirkby, E.A., Engels, C. (1997) Importance of cycling and recycling of mineral nutrients within plants for growth and development. Bot. Acta 110: 265–273.

24- Martinez, H.E.P., Novais, R.F., Rodrigues, L.A., do Sacramento, L.V.S. (2005) Phosphate forms in plant and their internal buffering in five soybean cultivars. R. Bras. Ci. Solo, 29: 249–257.

25- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. J. Exp. Bot. 51:659–668.

26- Nielsen, T.H., Krapp, A., Roper-Scwarz, U., Stitt, M. (1998) The sugar mediated regulation encoding the small sub-unit of Rubisco and the regulatory subunit of ADP glucose

pyrophosphorylase is modified by phosphate and nitrogen. Plant Cell Environ. 21: 443–454.

27- Oxborough, K. (2004) Imaging of chlorophyll *a* fluorescence: theoretical and practical aspects of an emerging technique for the monitoring of photosynthetic performance. J. Exp. Bot. 55: 1195–1205.

28- Peng, Z., Li, C. (2005) Transport and partitioning of phosphorus in wheat as affected by P withdrawal during flag-leaf expansion. Plant Soil 268: 1–11.

29- Pieters, A.J., Paul, M.J., Lawlor, D.W. (2001) Low sink demand limits photosynthesis under Pi deficiency. J. Exp. Bot. 52: 1083–1091.

30- Plessi, M., Bertelli, D., Albasini, A. (2007) Distribution of metals and phenolic compounds as a criterion to evaluate variety of berries and related jams. Food Chem. 100: 419–427.

31- Raghothama, K.G. (1999) Phosphate acquisition. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50: 665–93.

32- Rose, T.J., Rose, T.M., Pariasca-Tanaka, J., Heuer, S., Wissuwa, M. (2011) The frustration with utilization: why have improvements in internal phosphorus utilization efficiency in crops remained so elusive? Front. Plant Nutr. 2: 1–5.

33- Ruamrungsri, S., Ohyama, T., Ikarashi, T. (1996) Nutrients, free amino acids, and sugar contents in *Narcissus* roots affected by N, P, K deficiency during winter. Soil Sci. Plant Nutr. 42: 765–771.

34- Sarikurkcu, C., Tepe, B., Daferera, D., Polissiou, M., Harmandar, M. (2008) Studies on the antioxidant activity of the essential oil and methanol extract of *Marrubium globosum* subsp. Globosum (Lamiaceae) by three different chemical assays. Bioresour. Technol. 99: 4239-4246.

35- Waraich, E.A., Amad, R., Ashraf, M.Y., Ahmad M. (2011) Improving agricultural water use efficiency by nutrient management. Acta Agr. Scand. 61: 291–304.

36- Wittenmayer, L. Merbach, W. (2005) Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes. J. Plant Nutr. Soil Sci. 168: 531–540.

Effect of phosphorus deficiency on drought stress tolerance in two tomato (*Solanum lycopersum* L.) cultivars

Hajiboland R., Radpour E. and Pasbani B.

Plant Science Dept., University of Tabriz, Tabriz, I.R. of Iran

Abstract

Phosphorus (P) deficiency reduces plants ability for water uptake. In this work, possible intensifying effect of P deficiency on the drought stress was studied in two cultivars of tomato (Behta and Piazar) plants. Plants were cultivated with adequate (0.25 mM) and low (0.05 mM) P supply under well-watered (100% of field capacity) or drought stress (60% of field capacity) conditions for 8 weeks in perlite under greenhouse conditions. Shoot and root dry weight, chlorophyll fluorescence parameters and net photosynthesis rate decreased under both P deficiency and drought conditions in Behta more pronouncedly than Piazar. Concentration of leaf chlorophylls decreased while anthocyanins concentration increased under P deficiency conditions. In contrast, drought stress resulted in reduction of anthocyanins concentration. Concentrations of soluble carbohydrates and free amino acids increased under P deficiency, drought conditions or both. However, components of leaf water potential were not affected by these treatments. Results showed that, two studied cultivars were different in P deficiency and drought stress tolerance. However, P deficiency and drought stress did not strengthen the effects of eachother. Increase in the concentration of soluble sugars and free amino acids that promote water uptake ability and reduction of stomatal conductance that reduces water loss, are involved in prevention of the intensifying effect of P deficiency on drought stress in tomato plants.

Key words: Drought, Non-structural carbohydrates, Phosphorus deficiency, Photosynthesis, Water potential