

بررسی اثر تنش خشکی بر برخی ویژگیهای فیزیولوژیکی در سه رقم توت فرنگی

ناصر قادری^{۱*} و عادل سی‌وسه مرده^۲

۱، استادیار گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان، ۲، دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات،
دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان.

(تاریخ دریافت: ۹۰/۳/۳۱ - تاریخ تصویب: ۹۰/۹/۱۶)

چکیده

به منظور بررسی واکنش‌های فیزیولوژیکی توت فرنگی به تنش خشکی آزمایشی گلدانی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه رقم توت فرنگی شامل ارقام کاماروسا، مرک و گاوپوتا و سه تیمار آبیاری ۲۵٪، ۵۰٪ و ۷۵٪ ظرفیت زراعی در سه تکرار و هر تیمار با دو واحد آزمایشی به اجرا درآمد. در این آزمایش فاکتورهای فیزیولوژیکی شامل فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق، محتوای نسبی آب برگ، شاخص پایداری غشاء سلولی و میزان کلروفیل اندازه‌گیری شدند. میزان فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق در تمام ارقام در طی کاهش محتوای نسبی آب خاک کاهش یافت. کمترین میزان تعرق در شرایط تنش شدید مربوط به رقم گاوپوتا بود و بیشترین میزان آن مربوط به ارقام کاماروسا و مرک بود. محتوای نسبی آب برگ و پایداری غشاء سلولی نیز در تمام ارقام با کاهش محتوای آب خاک کاهش یافت. بعد از رفع تنش، برگشت نسبتاً سریع فتوسنتز و تعرق در تمام ارقام روی داد ولی بیشترین میزان فتوسنتز و تعرق در این دوره مربوط به رقم مرک بود. در شرایط تنش شدید میزان کلروفیل کاهش یافت. در این شرایط رقم گاوپوتا بالاترین میزان کلروفیل را داشت. یک روز بعد از رفع تنش بازیافت قابل توجهی در میزان کلروفیل مشاهده نشد. میزان پرولین در ارقام مختلف در طی کاهش محتوای نسبی آب خاک بطور جزئی افزایش یافت و در شرایط تنش شدید بیشترین افزایش مربوط به رقم گاوپوتا بود. یک روز بعد از رفع تنش کاهش سریع میزان پرولین اتفاق افتاد. با توجه به یافته‌های پژوهش حاضر می‌توان گفت که رقم کاماروسا دارای پتانسیل بالاتری برای مقابله با شرایط کم آبی در مقایسه با دو رقم دیگر بوده و در مراحل بعد ارقام مرک و گاوپوتا قرار دارند. جهت نتیجه‌گیری نهایی ارزیابیهای مزرعه‌ای ضروری به نظر می‌رسد.

واژه‌های کلیدی: توت فرنگی، تنش خشکی، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، کلروفیل، پرولین

مقدمه

را افزایش می‌دهد. کمبود آب و رقابت بر سر منابع آب سبب شده که پژوهش‌هایی در راستای کاهش مصرف آب و حفظ منابع آن صورت بگیرد. ایران از جمله مناطق کم آب جهان به شمار می‌آید. بنابراین جسجوی

خشکی یکی از عوامل محیطی است که باعث کاهش تولید در مناطق مدیترانه‌ای می‌گردد. بالا رفتن دمای هوا باعث افزایش تبخیر و تعرق شده و نیاز آبی گیاهان

2007). اما داده‌های مربوط به واکنش توت‌فرنگی به تنش آبی محدود است. Klamkowski & Treder (2008) تفاوت سه رقم توت‌فرنگی از نظر میزان محصول و گسترش سیستم ریشه را در شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند. در برخی ارقام توت‌فرنگی صفاتی مانند تنظیم اسمزی، داشتن برگهای کوچک‌تر و تعرق کمتر به عنوان شاخصهایی جهت انتخاب گیاهان مقاوم به خشکی استفاده شده‌اند (Grant et al., 2010).

بررسی واکنش رقم‌های مختلف توت‌فرنگی به کمبود آب و گزینش ارقام متحمل از اهمیت بالایی، بویژه برای مناطقی که دارای کمبود آب هستند، برخوردار است. ارقام کاماروسا، مرک و گایوتا ارقامی هستند که در استان کردستان کاشت می‌شوند. تعیین و مقایسه برخی واکنشهای این ارقام به تنش کم آبی و توانایی آنها برای برگشت به شرایط پیش از تنش بعد از آبیاری دوباره از اهداف پژوهش حاضر می‌باشد.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی برخی ویژگیهای فیزیولوژیکی مرتبط با مقاومت به خشکی در توت‌فرنگی آزمایشی به صورت گلدانی انجام گرفت. کاشت بوته‌ها در فروردین ماه و در گلدانهایی حاوی ۴/۲۷۰ کیلوگرم خاک لومی در هوای آزاد انجام شد. آزمایش بصورت فاکتوریل در قالب طرح آزمایشی بلوکهای کامل تصادفی در سه تکرار با سه رژیم رطوبتی و سه رقم توت‌فرنگی (کاماروسا، مرک و گایوتا) و با دو گلدان در هر تکرار به اجرا گذاشته شد. زمانی که محتوای آب خاک گلدانهای شاهد به ۷۰٪، تیمار تنش ملایم به ۵۰٪ و تیمار تنش شدید به ۲۵٪ ظرفیت مزرعه رسیدند آبیاری صورت گرفت. اندازه‌گیری میزان رطوبت خاک به روش وزنی صورت گرفته و رطوبت گلدانها بعد از ۶ روز به ۲۵٪ ظرفیت مزرعه رسید. از روز آغاز آزمایش تا ۲ روز بعد از پایان تنش میزان فتوسنتز (A) (میکرومول CO₂ بر متر مربع بر ثانیه)، تعرق (E) (میلی مول آب بر متر مربع بر ثانیه) و هدایت روزنه‌ای (g) (مول بر متر مربع بر ثانیه) با استفاده از دستگاه IRGA مدل LCA4 (Hoddesdon, England) اندازه‌گیری شدند. محتوای نسبی آب برگ (RWC) در هر روز اندازه‌گیری شد. به

راهکارهایی جهت کاهش مصرف و حفظ منابع آب از اهمیت بالایی برخوردار است. از جمله فاکتورهای فیزیولوژیکی که تحت تاثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد می‌توان به بازدارندگی فتوسنتز و در نهایت کاهش تولید در نواحی مدیترانه‌ای اشاره نمود (Chaves et al., 2002). یکی از فاکتورهای فیزیولوژیکی که کاهش آن فتوسنتز را تحت تاثیر قرار می‌دهد هدایت روزنه‌ای است. Flexas et al. (2002) گزارش کرده‌اند که هدایت روزنه‌ای شاخص مناسبی جهت ارزیابی کاهش فتوسنتز تحت شرایط کم‌آبی است. همچنین گزارش شده است که بازیابی فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای بعد از رفع تنش نسبتاً سریع اتفاق می‌افتد. Lawlor & Cornic (2002) گزارش کرد که با کاهش محتوای نسبی آب برگ، میزان هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و فراوری CO₂ کاهش پیدا می‌کند. Flexas et al. (2004) گزارش کرده‌اند که کاهش هدایت روزنه‌ای در حد متوسط باعث کاهش فتوسنتز در اثر محدودیت ناشی از بسته شدن روزنه‌ها می‌شود ولی در شرایط تنش شدید و کاهش شدید هدایت روزنه‌ای بازیابی فتوسنتز به سختی اتفاق می‌افتد.

توت‌فرنگی یکی از مهمترین میوه‌های ریز است که در جهان بطور گسترده مورد کشت و کار قرار می‌گیرد. قسمتهای مختلف گیاه می‌تواند تحت تاثیر کمبود آب قرار بگیرد. این قسمتها شامل تولید و رشدو نمو برگ، تولید ساقه رونده، گسترش ریشه، وزن و تعداد میوه‌ها هستند. میزان صدماتی که در اثر کمبود آب وارد می‌گردد به مرحله رشد و نمو گیاه و رقم بستگی دارد. توت‌فرنگی جهت تولید محصول کافی به آبیاری مناسب نیاز دارد. در مناطقی که دارای تابستان گرم و خشک بوده و محدودیت منابع آب وجود دارد، توت‌فرنگی می‌تواند تحت تنش خشکی قرار گیرد. این گیاه به دلیل داشتن سیستم ریشه سطحی، سطح برگ زیاد و آبدار بودن میوه به حجم آب بالایی نیازمند است (Klamkowski & Treder, 2006). تحت شرایط مزرعه میزان تولید توت‌فرنگی در اثر کمبود آب به شدت کاهش می‌یابد (Liu et al., 2007). گزارش‌هایی مبنی بر تفاوت ارقام توت‌فرنگی در پاسخ به تنش شوری ارائه شده است (Gulen et al., 2006; Turhan & Eris, 2006).

بدست آمد. در این روابط V حجم نمونه استخراج شده و W وزن تر نمونه است.

$$\text{(جذب در ۶۶۳ نانومتر)} = \left\{ \frac{12}{7} \times \text{میلی گرم کلروفیل } a \text{ در هر گرم وزن تر} \right\} \times V / (1000 \times W) - 2/69 \text{ (جذب در ۶۴۵ نانومتر)}$$

$$\text{(جذب در ۶۴۵ نانومتر)} = \left\{ \frac{22}{9} \times \text{میلی گرم کلروفیل } b \text{ در هر گرم وزن تر} \right\} \times V / (1000 \times W) - 4/69 \text{ (جذب در ۶۶۳ نانومتر)}$$

$$\text{(جذب در ۶۴۵ نانومتر)} = \left\{ \frac{20}{2} \times \text{میلی گرم کلروفیل } a \text{ و } b \text{ در هر گرم وزن تر} \right\} \times V / (1000 \times W) + 8/102 \text{ (جذب در ۶۶۳ نانومتر)}$$

پرولین

محتوای پرولین ۰/۵ گرم برگ تر توت‌فرنگی بر اساس روش بیتس در اسید سولفوسالیسیلیک استخراج شد و غلظت پرولین نمونه‌ها به کمک اسید ناین هیدرین در تولوئن با استفاده از اسپکتروفتومتر به کمک غلظتهای مشخص پرولین خالص به عنوان شاهد در طول موج ۵۲۰ نانومتر تعیین شد (Bates et al., 1973).

کربوهیدراتهای محلول در آب

کربوهیدراتهای محلول در الکل از طریق حرارت دادن ۰/۵ گرم برگ تر در ۱۰ میلی‌لیتر اتانل ۹۵٪ در دمای ۸۰ درجه سانتیگراد به مدت ۳۰ دقیقه استخراج شد. کربوهیدراتهای محلول در آب نیز از طریق جوشاندن ماده خشک باقی‌مانده از فرآیند فوق در ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر در دمای ۹۵ درجه سانتیگراد به مدت ۱ ساعت استخراج گردید. کربوهیدراتهای محلول استخراج شده پس از سانتیفریژ و اضافه کردن هیدروکسید باریم، سولفات روی و اسید سولفوریک با استفاده از اسپکتروفتومتر مدل Jenway در طول موج ۵۳۵ نانومتر قرائت شد (Khochert, 1987).

تجزیه و تحلیل آماری با نرم افزار SAS و رسم نمودارها با نرم افزار EXCEL انجام گرفت. بعد از پایان دوره تنش در تیمار تنش شدید گل‌دانه‌ها به طور کامل آبیاری شده و یک روز بعد از آن هم برگشت نسبی صفات مورد مطالعه در این تیمار نیز اندازه‌گیری شد. لذا در تجزیه داده‌ها چهار تیمار آبیاری شامل سه سطح ۲۵٪، ۵۰٪ و ۷۵٪ ظرفیت مزرعه و یک تیمار مربوط به برگشت مجدد صفات بعد از آبیاری مجدد در تنش شدید در نظر گرفته شد. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون LSD انجام گرفت.

این منظور قطعاتی از برگ گیاهان توت‌فرنگی انتخاب و وزن تر آنها محاسبه گردید (Galmes et al., 2007). به منظور تعیین وزن تورژسانس (اشباع) برگ، به مدت ۲۴ ساعت قطعات برگ‌ها در شدت نور کم و در دمای ۴ درجه سانتیگراد در داخل آب مقطر قرار گرفتند. پس از گرفتن خیسی سطح برگ با احتیاط کامل دوباره وزن شدند. سپس در دمای ۷۵ درجه سانتیگراد به مدت ۲۴ ساعت برگ‌ها خشک شده و وزن خشک آنها نیز اندازه‌گیری شد و میزان RWC از رابطه زیر بدست آمد:

$$100 \times \text{RWC} = \left[\frac{\text{وزن تورژسانس}}{\text{وزن خشک}} \right] \times 100$$

جهت اندازه‌گیری پایداری غشاء سلولی ۶ سانتیمتر مربع از برگ هر تیمار جدا شده و بصورت قطعات ۱ سانتیمتر مربع در ۱۰ میلی لیتر آب مقطر دو بار تقطیر قرار داده شد. بعد از آن لوله‌های آزمایش حاوی قطعات برگ و آب مقطر به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۴۰ درجه سانتیگراد در حمام آب گرم حرارت داده شدند. بعد از آن تا دمای اطاق سرد شده و EC آن با استفاده از یک هدایت سنج الکتریکی اندازه‌گیری شد (C_1). بعد دوباره لوله‌های حاوی برگ و آب مقطر در حمام آب ۱۰۰ درجه سانتیگراد به مدت ۱۰ دقیقه حرارت داده شده و با استفاده از هدایت سنج الکتریکی EC آن اندازه‌گیری شد (C_2) و از طریق فرمول زیر درصد پایداری غشاء سلولی بدست آمد (Sairam, 1994).

$$MSI = [1 - (C_1/C_2)] \times 100$$

جهت اندازه‌گیری میزان کلروفیل، پرولین و قندهای محلول در آب و الکل نمونه‌های برگ در شرایط شاهد، تنش خشکی و نیز در روز هشتم آزمایش دو روز پس از آبیاری مجدد در هر دو دسته بوته‌هایی که قبلاً تحت تیمارهای شاهد و تنش بودند برداشت گردیدند و تا زمان استخراج در داخل فریزر منفی ۸۰ درجه سانتیگراد نگهداری شدند. اندازه‌گیری کلروفیل، پرولین و کربوهیدراتهای محلول به روش‌های زیر انجام شدند.

کلروفیل

کلروفیل با روش Lichtenthaler & Buschman (2001) استخراج شد. و میزان جذب نور توسط عصاره استخراج شده با اسپکتروفتومتر مدل (Jenway) در طول موج ۶۴۳ و ۶۴۵ نانومتر تعیین گردید. غلظت کلروفیل از طریق روابط زیر

نتایج و بحث

در این آزمایش در شرایط شاهد سرعت فتوسنتز در رقم گاوپوتا ۸/۳۳ میکرومول CO₂ بر متر مربع بر ثانیه بود. میزان فتوسنتز در ارقام کاماروسا ۶/۸۵ و در رقم مرک ۷/۲۳ میکرومول CO₂ در متر مربع در ثانیه بود (جدول ۱). نتایج مشابهی در توت فرنگی در شرایط تنش خشکی گزارش شده است (Klamkowski & Treder, 2008). با کاهش محتوای آب خاک میزان فتوسنتز به تدریج کاهش یافته و در شرایط تنش ملایم به ۶/۵۷ میکرومول CO₂ بر متر مربع بر ثانیه در رقم گاوپوتا به عنوان بالاترین میزان رسید (جدول ۱). در شرایط تنش شدید در مقایسه بین سه رقم مورد مطالعه رقم کاماروسا و مرک میزان فتوسنتز بالاتری را نسبت به رقم گاوپوتا نشان دادند (جدول ۱). براساس نتایج این پژوهش ارقام کاماروسا و مرک ثبات بیشتری را از نظر تغییرات فتوسنتز در طی کاهش محتوای آب خاک از خود نشان دادند.

Cornic & Fresneau (2002) گزارش کرده‌اند که متابولیسم فتوسنتز تا زمانی که هدایت روزنه‌ای کاملاً کاهش نیابد آسیب نمی‌بیند ولی قبل از آن فتوسنتز در اثر محدودیتهای روزنه‌ای به شدت کاهش می‌یابد. Flexas et al. (2004) کاهش فتوسنتز تحت تنش خشکی را گزارش کرده‌اند و بیان داشته‌اند که آنزیمهای مرتبط با فتوسنتز تحت تنش ملایم خشکی تحت تاثیر قرار نمی‌گیرند. بر این اساس به نظر می‌رسد که کاهش فتوسنتز در ارقام مورد مطالعه در شرایط تنش ملایم بیشتر در اثر ایجاد شدن محدودیتهای روزنه‌ای بوده و بعد از آن محدودیتهای در جهت افزایش آسیبهای متابولیکی پیش رفته است.

زیرا در شرایط تنش ملایم پایداری غشاء سلولی با شرایط شاهد تفاوت معنی‌داری نداشته ولی در شرایط تنش شدید به طور معنی‌داری کاهش یافته است (جدول ۲). بررسی میزان هدایت روزنه‌ای نشان داد که رقم مرک در شرایط شاهد بالاترین میزان هدایت روزنه‌ای را دارا بوده و در طی تنش ملایم نیز هدایت روزنه‌ای رقم مرک بالاتر از بقیه ارقام بود و بعد از آن هدایت روزنه‌ای رقم کاماروسا قرار داشت (جدول ۱). کاهش و تغییرات هدایت روزنه‌ای در رقم گاوپوتا بیشتر

از ارقام دیگر بود. در شرایط تنش شدید تفاوتی از نظر هدایت روزنه‌ای بین ارقام مشاهده نشد (جدول ۱). طبق گزارش Blanke & Cook (2004) میزان هدایت روزنه‌ای در توت‌فرنگی تحت تنش خشکی کاهش یافت که این کاهش احتمالاً به دلیل افزایش جریان اسید آسزیک از ریشه‌ها به برگ بوده است، که از این طریق برگ می‌تواند با کاهش تعرق، خود را با شرایط تنش وفق داده و آماس خود را حفظ نماید.

روند تغییرات تعرق نشان داد که میزان تعرق در ارقام کاماروسا و مرک نسبت به رقم گاوپوتا دارای ثبات بیشتری بوده و در طول تغییرات محتوای آب خاک مقدار آن بطور معنی‌داری بالاتر بود (جدول ۱). در بررسی محتوای نسبی آب برگ مشاهده شد که روند تغییرات RWC با تغییرات محتوای آب خاک به صورت کاهشی بوده و در ارقام کاماروسا و مرک ثبات بیشتری داشته و علیرغم داشتن تعرق بیشتر به میزان کمتری کاهش یافت.

همین امر توانسته آماس برگ‌های آنها را حفظ نماید. به نظر می‌رسد به همین دلیل این ارقام توانسته‌اند در شرایط تنش شدید برخلاف تعرق بیشتر محتوای آب برگ خود را حفظ نمایند و از طریق بهبود هدایت روزنه‌ای و باز نگهداشتن روزنه و اجازه ورود CO₂ به زیر روزنه‌ها فتوسنتز بالاتری را داشته باشند. این موضوع نشان می‌دهد که احتمالاً این ارقام توانایی جذب بیشتر آب از خاک را داشته‌اند.

Blank & Cook (2004) کاهش فتوسنتز و تعرق در توت‌فرنگی تحت تنش خشکی را گزارش کرده‌اند طبق گزارش آنها این کاهش به دلیل بسته شدن کانالهای آبی می‌باشد که باعث کاهش جریان آب می‌شود. بسته شدن کانالهای آب می‌تواند اولین پیام‌های حاصل از تنش خشکی باشد که با بسته شدن روزنه‌ها دنبال می‌شود. بنابراین می‌توان گفت که یکی از مکانیسم‌هایی که احتمالاً باعث ثبات بیشتر فتوسنتز و تعرق در ارقام مرک و کاماروسا شده قابلیت استخراج آب از خاک و حفظ تورژسانس برگها در این شرایط بوده است. محتوای نسبی آب برگ در ارقام مرک و کاماروسا در شرایط تنش شدید به ترتیب ۶۷/۸۸٪ و ۷۴/۵۷٪ و در رقم گاوپوتا ۵۶/۰۷٪ بود.

جدول ۱- میزان فتوسنتز، هدایت روزنه ای و تعرق در سه رقم توت فرنگی تحت رژیمهای مختلف آبیاری

تعرق (mmol m ⁻² s ⁻¹)	هدایت روزنه‌ای (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	فتوسنتز (μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)		
۷/۹۱ ± ۰/۲۳۴ c	۰/۱۰۲۷ ± ۰/۰۰۶ c	۶/۸۵ ± ۰/۱۸۸ bc	شاهد	کاماروسا
۵/۳۳ ± ۰/۳۱۳ d	۰/۰۳۴۷ ± ۰/۰۰۱۷ de	۵/۹۶ ± ۰/۲۶ d	تنش ملایم	
۲/۷۱ ± ۰/۱۷۶ h	۰/۰۰۸۳ ± ۰/۰۰۱۷ gh	۱/۴۷ ± ۰/۰۲ f	تنش شدید	
۴/۷۰ ± ۰/۱۰۷ ef	۰/۰۲۵ ± ۰/۰۰۲۹ ef	۴/۱۷ ± ۰/۲۶ e	بازیابی (Recovery)	
۹/۳۹۷ ± ۰/۱۵ a	۰/۱۶۳۳ ± ۰/۰۱۲ a	۷/۲۳ ± ۰/۰۹۲ b	شاهد	مرک
۵/۲۲ ± ۰/۱۷۴ d	۰/۰۴۴ ± ۰/۰۰۵ d	۵/۸۸ ± ۰/۵۲ d	تنش ملایم	
۲/۹۹ ± ۰/۱۷۲ h	۰/۰۱۱۷ ± ۰/۰۰۱۷ gh	۱/۳۳ ± ۰/۱۷ f	تنش شدید	
۵/۰۲ ± ۰/۰۹۱ de	۰/۰۲۵ ± ۰/۰۰۲۹ ef	۶/۲۷ ± ۰/۱۵ cd	بازیابی (Recovery)	
۸/۷۲ ± ۰/۳۴۱ b	۰/۱۱۶۷ ± ۰/۰۰۳ b	۸/۳۳ ± ۰/۳۲۵ a	شاهد	گاوپوتا
۴/۱۹ ± ۰/۰۹۷ g	۰/۰۲۹۳ ± ۰/۰۰۳۷ ef	۶/۵۷ ± ۰/۳۲ bcd	تنش ملایم	
۱/۷۴ ± ۰/۰۲۱ i	۰/۰۰۵۳ ± ۰/۰۰۲۶ h	۰/۸۶ ± ۰/۰۵۲ f	تنش شدید	
۴/۳۴ ± ۰/۱۱۰ fg	۰/۰۲ ± ۰/۰۰۲۹ fg	۳/۷۲ ± ۰/۳۵ e	بازیابی (Recovery)	

در ستونها مقادیری که دارای حروف متفاوت هستند بطور معنی‌داری در سطح ۵٪ از همدیگر متفاوتند. شاهد ۷۰٪، تیمار تنش ملایم ۵۰٪ و تیمار تنش شدید ۲۵٪ ظرفیت مزرعه

García et (2004). براساس گزارش Rahman et al., (2005) میزان کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل در اثر تنش اسمزی تا ۶ روز از شروع تنش می تواند در اثر توسعه کلروپلاستها به دلیل افزایش تعداد تیلاکوئیدها افزایش یابد. نتایج مشابه برای افزایش میزان کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل تحت تنش ملایم در نهالهای هلو (Steinberg et al., 1990)، در گیاه *Matricaria chamomilla* L. (Pirzad et al., 2011) و در آفتاب‌گردان (Oraki et al., 2012) گزارش شده است. هر چند این رقم مقدار

از جمله عواملی که می‌تواند فتوسنتز را کاهش دهد میزان کاهش کلروفیل است (Dettori, 1985) و کاهش میزان کلروفیل به کاهش هدایت مزوفیلی منتهی می‌گردد. در این آزمایش میزان کلروفیل برگ تحت تنش در ارقام مورد مطالعه کاهش یافت. در شرایط تنش ملایم رقم گاوپوتا میزان کلروفیل بیشتری داشت. این در حالی است که این رقم در این شرایط میزان فتوسنتز بالاتری را دارا نبود (جدول ۱ و ۲). یکی از اثرات تنش خشکی کاهش تقسیم سلولی و نیز کاهش اندازه سلول است. در این شرایط تعداد کلروپلاست در واحد سطح افزایش یافته و میزان کلروفیل افزایش می‌یابد

جدول ۲- میزان محتوای نسبی آب برگ، پایداری نسبی غشاء سلولی و میزان کلروفیل در سه رقم توت فرنگی تحت رژیمهای مختلف آبیاری

میزان کلروفیل a و b (میلی‌گرم در گرم وزن خشک)	پایداری نسبی غشاء سلولی (%)	محتوای نسبی آب برگ (%)		
۴/۴۲ ± ۰/۱۱۲۸ d	۸۵/۸۴ ± ۲/۳۳ cde	۷۹/۵۵ ± ۱/۱۴ ab	شاهد	کاماروسا
۴/۴۵ ± ۰/۱۸۴ cd	۸۶/۸۶ ± ۲/۴۴ bcde	۷۹/۰۰ ± ۰/۴۸ ab	تنش ملایم	
۲/۳۰ ± ۰/۲۲۲ ef	۸۱/۰۲ ± ۱/۱۴ f	۷۴/۵۷ ± ۰/۱۸ c	تنش شدید	
۱/۹۳ ± ۰/۲۲۵ f	۸۶/۵۲ ± ۰/۶۹ bcde	۸۱/۱۷ ± ۰/۷۳ a	بازیابی (Recovery)	
۵/۳۶ ± ۰/۴۳۳ bc	۹۴/۳۶ ± ۰/۶۱ a	۸۱/۲۳ ± ۰/۳۹ a	شاهد	مرک
۵/۶۶ ± ۰/۳۲۸ b	۹۰/۲۵ ± ۰/۹۹ abc	۷۷/۳۵ ± ۲/۴۸ bc	تنش ملایم	
۲/۳۸ ± ۰/۳۳۰ ef	۸۳/۷۹ ± ۱/۷۳ ef	۶۷/۸۸ ± ۰/۸۲ d	تنش شدید	
۲/۴۵ ± ۰/۳۴۸ ef	۹۰/۵۸ ± ۰/۸۲ ab	۸۰/۲۲ ± ۰/۲۴ ab	بازیابی (Recovery)	
۵/۸۸ ± ۰/۲۸۷ b	۹۰/۱۷ ± ۱/۹۳ abc	۷۹/۵۹ ± ۰/۳۴ ab	شاهد	گاوپوتا
۶/۸۳ ± ۰/۵۳۷ a	۸۹/۹۰ ± ۱/۶۸ abcd	۷۴/۲۳ ± ۱/۰۲ c	تنش ملایم	
۳/۰۸۴ ± ۰/۰۶۲ e	۸۵/۳۱ ± ۱/۸۵ def	۵۶/۰۷ ± ۰/۲۴ e	تنش شدید	
۲/۹۲ ± ۰/۲۶۴ e	۹۰/۲۵ ± ۰/۶۴ abc	۷۵/۵۰ ± ۱/۵۹ c	بازیابی (Recovery)	

در ستونها مقادیری که دارای حروف متفاوت هستند بطور معنی‌داری در سطح ۵٪ از همدیگر متفاوتند. شاهد ۷۰٪، تیمار تنش ملایم ۵۰٪ و تیمار تنش شدید ۲۵٪ ظرفیت مزرعه

بودن هدایت روزنه‌ای و جلوگیری از نفوذ CO₂ به داخل محفظه زیر روزنه‌ای نتوانست فتوسنتز بیشتری را انجام بدهد. از جمله عوامل محدود کننده غیر روزنه‌ای

کلروفیل بالاتری داشت ولی به دلیل پایین بودن محتوای نسبی آب برگ که احتمالاً در اثر پایین بودن قدرت جذب آب می‌باشد و همچنین به دلیل پایین

فتوسنتز می‌توان به فرایندهای بیوشیمیایی از جمله غلظت کلروفیل و تغییرات فراساختمانی در کلروپلاست در شرایط خشکی اشاره کرد (Ahmadi & Baker, 2006). تنش خشکی میزان فتوفسفریلاسیون و ساخته شدن ATP را کاهش داده و کاهش فتوفسفریلاسیون در اثر تغییر ساختمان و عمل غشاء تیلاکوئیدی می‌باشد (Ahmadi & Baker, 2006). در شرایط شاهد رقم گاوپوتا میزان کلروفیل بیشتری داشت و این بالا بودن میزان کلروفیل در این رقم در بقیه مراحل آزمایش نیز مشاهده می‌گردد. یک روز بعد از رفع تنش و آبیاری مجدد بازیابی میزان کلروفیل در هیچ یک از ارقام مورد مطالعه مشاهده نشد و این نشان دهنده این مسئله است که برای بازیابی کامل کلروفیل در توت‌فرنگی مدت زمان بیشتری مورد نیاز می‌باشد. اگر چه یک روز بعد از رفع تنش بازیابی میزان فتوسنتز در ارقام کاماروسا، مرک و گاوپوتا به ترتیب ۶۰٪، ۸۶٪ و ۴۴٪ بود که نشان دهنده قدرت بازیافت بیشتر ارقام کاماروسا و مرک در شرایط این آزمایش است. این مسئله همزمان با بازیابی محتوای نسبی آب برگ و پایداری غشاء سلولی رخ داده است. بنابراین می‌توان چنین استنباط کرد که عوامل روزنه‌ای فتوسنتز را تحت تنش خشکی کاهش داده و برگشت مجدد فتوسنتز به شرایط مطلوب پس از آبیاری مجدد مستلزم رفع هر دو دسته عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای می‌باشد. به نظر می‌رسد که در توت‌فرنگی پس از رفع تنش عوامل روزنه‌ای (هدایت روزنه‌ای) به شرایط مطلوب برگشت پیدا می‌کنند اما عوامل غیر روزنه‌ای (میزان کلروفیل) به سادگی به شرایط مطلوب برگشت پیدا نمی‌کنند. لذا احتمالاً عدم برگشت کامل فتوسنتز در آزمایش حاضر مربوط به این مسئله می‌باشد. درصد برگشت محتوای نسبی آب برگ در ارقام کاماروسا، مرک و گاوپوتا به ترتیب ۱۰۰٪، ۱۰۰٪ و ۹۴٪ بود. تنش خشکی تعرق را در انگور کاهش داده و مقدار فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای به محتوای نسبی آب برگ بستگی دارد (Patakas, 1999 ; Jorba et al., 1999).

نتایج مربوط به پرولین نشان می‌دهد که به طور کلی میزان پرولین در برگ توت‌فرنگی پایین بود، ولی در شرایط تنش شدید مقداری افزایش یافت (شکل A ۱). آنچه در این آزمایش قابل توجه بود این است که ارقامی

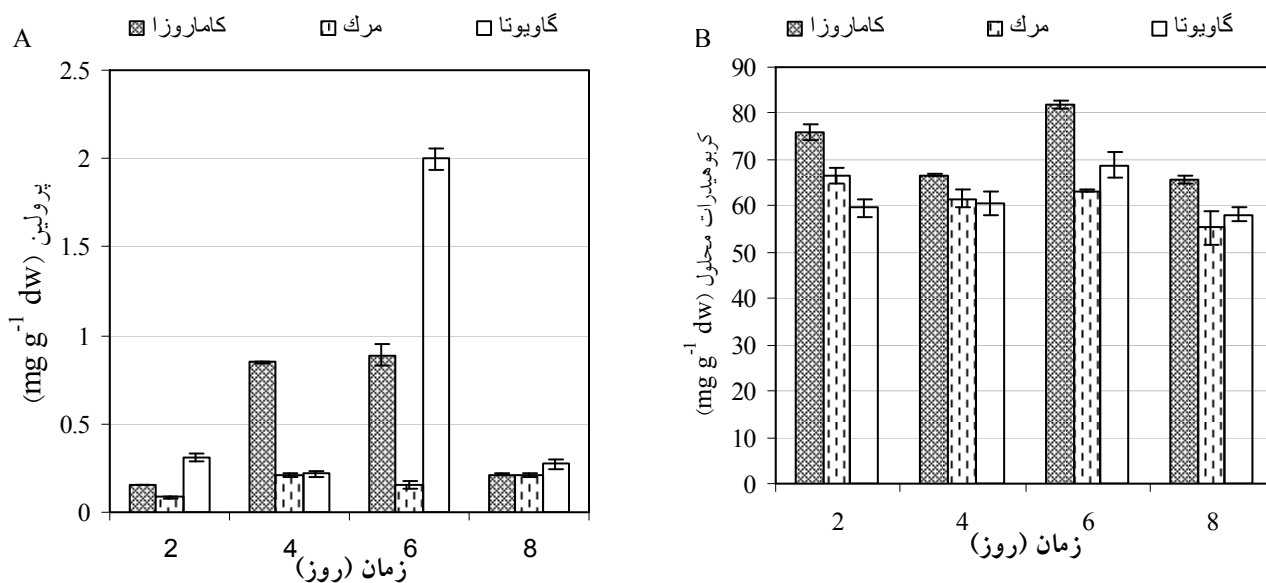
که میزان پرولین بالاتری داشتند فتوسنتز بیشتری نداشتند. پرولین بیشتر در شرایط تنش شدید منجر به افزایش هدایت روزنه‌ای و تعرق و افزایش جذب آب و در نهایت RWC بیشتر در ارقام مورد مطالعه به غیر از رقم کاماروسا در این آزمایش نشده است. لذا ممکن است پرولین در برخی ارقام توت‌فرنگی متابولیتی حاصل از اثر تنش بر مکانیسم‌های بیوشیمیایی باشد و مکانیسمی در جهت مقاومت به خشکی در آنها نباشد. افزایش پرولین نسبت به شاهد در رقم کاماروسا با داشتن RWC بیشتر در این رقم نسبت به دو رقم دیگر همراه بود. اما با توجه به نتایج مربوط به کربوهیدرات‌های محلول به نظر می‌رسد نقش کربوهیدرات‌های محلول در این رابطه بارزتر است. در رقم مرک تغییر چندانی در میزان پرولین در اثر تنش صورت نگرفته و بر همین اساس بعد از آبیاری مجدد نیز تفاوت قابل توجهی مشاهده نشد. بررسی نتایج مربوط به میزان کربوهیدرات‌های محلول نشان داد که میزان کربوهیدرات محلول در رقم کاماروسا در شرایط تنش شدید بیشتر از دو رقم دیگر بود (شکل B ۱).

این امر همراه با مقدار RWC بیشتر و افزایش پرولین نسبت به شاهد خودش بود. این مسئله نشان می‌دهد که احتمالاً کربوهیدرات محلول بیشتر به این رقم در جذب آب و در نهایت داشتن RWC کمک کرده است. گزارش شده است که میزان پرولین و کربوهیدرات‌های محلول در رقم توت فرنگی کردستان در مقایسه با رقم توت فرنگی سلوا در شرایط تنش شدید خشکی افزایش یافته و منجر به داشتن RWC بیشتر در این رقم شده است (Ghaderi & Siosemardeh, 2011). افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول در شرایط تنش به منظور تنظیم اسمزی و ادامه جذب آب به گیاه گزارش شده است (Virgona & Barlow, 1991). میزان کربوهیدرات محلول و پرولین از عوامل مهم در تنظیم اسمزی بوده (Pinheiro et al., 2004) و تنظیم اسمزی یکی از خصوصیات ارقام توت‌فرنگی متحمل به کم آبی است (Grant et al., 2010).

با توجه به RWC بیشتر ارقام کاماروسا و مرک و نیز فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای بیشتر این دو رقم در مقایسه با رقم گاوپوتا در شرایط تنش شدید می‌توان چنین نتیجه گرفت که فتوسنتز بیشتر و مقاومت به خشکی

پرویلین در مقایسه با شاهد و داشتن کربوهیدرات محلول بیشتر نسبت به ارقام مرک و گاوپوتا در شرایط تنش شدید توانسته نسبت به این دو رقم تحمل بهتری در مقابل کم آبی از خود نشان بدهد.

بالتر در این ارقام بدلیل مکانیسم اجتناب از طریق جذب بیشتر آب از خاک و به دنبال آن حفظ RWC بالاتر از طریق بستن روزنه‌ها است. همچنین به نظر می‌رسد که در کل رقم کاماروسا با داشتن RWC بیشتر نسبت به مرک و گاوپوتا در شرایط تنش شدید و افزایش



شکل ۱- تغییرات میزان پرویلین (A) و کربوهیدراتهای محلول (B) در طی روزهای بعد از آبیاری در سه رقم توت‌فرنگی. ۲: ۷۵٪ ظرفیت مزرعه، ۴: ۵۰٪ ظرفیت مزرعه، ۶: ۲۵٪ ظرفیت مزرعه، ۸: دو روز بعد از آبیاری مجدد. ستونهای دارای حروف متفاوت بطور معنی‌داری در سطح ۵٪ از همدیگر متفاوتند.

نسبت به دو رقم دیگر از خود نشان نداده است. برای حصول اطمینان نسبت به این موضوع انجام آزمایشات تکمیلی در شرایط مزرعه پیشنهاد می‌شود.

لذا مکانیسم تنظیم اسمزی از طریق تجمع کربوهیدرات محلول یکی از مکانیسمهای مؤثر در حفظ آب برگ و بهبود اجتناب از خشکی در توت‌فرنگی می‌باشد. رقم گاوپوتا به نظر می‌رسد که وضعیت بهتری

REFERENCES

- Ahmadi, A. & Baker, D. A. (2006). Stomatal and non stomatal restrictions of photosynthesis in wheat under drought stress conditions. *Iranian Journal of Agricultural Science*, 31 (4), 813-825. (In Farsi).
- Bates, L. S., Waldren, R. P. & Teare, I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil*, 39, 205-207.
- Blanke, M. M. & Cooke, D. T. (2004). Effect of flooding and drought on stomatal activity, transpiration, photosynthesis, water potential and water channel activity in strawberry stolons and leaves. *Plant Growth Regulator*, 42, 153-160.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J. P., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osorio, M. L. Carvalho, I. Faria, T. & pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89, 907-916.
- Cornic, G. & Fresneau, C. (2002). Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for Photosystem II activity during a mild drought. *Annals of Botany*, 89, 887-894.
- Dettori, S. (1985). Leaf water potential, stomatal resistance and transpiration response to different watering in almond, peach and pixy plum. II International symposium on irrigation of horticultural crops. *Acta horticulturae*, 171, 253-258.

7. Flexas, J., Bota, J., Escalona, J. M., Sampol, B. & Medrano, H. (2002). Effect of drought on photosynthesis in grapevine under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations: *Functional Plant Biology*, 29, 461-471.
8. Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Escalona, M. J., Galmes, J., Gulias, J., Lefi, E. K., Martinez-Canellas, S. F., Moreno, M. T., Ribas-Carbo, M., Riera, D., Sampol, B., & Medrano, H. (2004). Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiology tools for irrigation management. *Annals of Applied Biology*, 144, 273-283.
9. Galmes, J., Flexas, J. & Save, R. (2007). Water Relations and Stomatal Characteristics of Mediterranean Plants with Different Growth Forms and Leaf Habits: Responses to Water Stress and Recovery. *Plant Soil*, 290, 139-155.
10. Garcí'a-Valenzuela, X., Garcí'a-Moya, E., Rascon- Cruz, Q., Herrera-Estrella, L. & Aguado-Santacruz, G. A. (2005). Chlorophyll accumulation is enhanced by osmotic stress in graminaceous chlorophyll cells. *Journal of Plant Physiology*, 162, 650-661.
11. Ghaderi, N. & Siosemardeh, A. (2011). Response to Drought Stress of Two Strawberry Cultivars (cv. Kurdistan and Selva). *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 52(1), 6-12
12. Grant, O. M., Johnson, A. W., Davies, M. J., James, C. M. & Simpson, D. W. (2010). Physiological and morphological diversity cultivated strawberry (*Fragaria × ananasa*) in response to water deficit. *Environmental and Experimental Botany*, 68, 264-272.
13. Gulen, H., Turhan, E. & Eris, A. (2006). Changes in peroxidase activities and soluble proteins in strawberry varieties under salt stress. *Acta Physiologia Plantarum*, 28, 109-116.
14. Klamkowski, K. & Treder, W. (2006). Morphological and physiological responses of strawberry plants to water stress. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 71, 159-165.
15. Klamkowski, K. & Treder, W. (2008). Response to drought stress of three strawberry cultivars grown under greenhouse conditions. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, 16, 179-188.
16. Khochert, G. (1987). Carbohydrate determination by phenol-solphoric acid methods. *In the handbook of physiological methods*. J. A. Hellebust and J. S. Garigie (Eds). (pp. 96-97) Cambridge University Press.
17. Jorba, J., Tapia, L. & Sant, D. (1999). Photosynthesis, leaf water potential, and stomatal conductance in *Olea europaea* under wet and drought conditions. I International symposium on irrigation of horticultural crops. *Acta horticulturae*, 171, 236-241.
18. Lawlor, D. W. & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25, 275-294.
19. Lichtenthaler, H. K. & Buschmann, C. (2001). Extraction of photosynthetic tissues: chlorophylls and carotenoids. *Food Analytical Chemistry*, F4.2.1-F4.2.6.
20. Liu, F., Savic, S., Jensen, C. R., Shahnazari, A., Jacobsen, S. E., Stikic, R. & Andersen, M. N. (2007). Water relations and yield of lysimeter-grown strawberries under limited irrigation. *Scientia Horticulturae*, 111, 128-132.
21. Oraki, H., Prhizkar-Khanjani, F & Aghaalkhana, M. (2012). Effect of water deficit stress on proline contents, soluble sugars, chlorophyll and grain yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids. *African Journal of Biotechnology*, 11(1), 164-168.
22. Patakas, A. (1999). Durnal changes in gas exchange and water relation in field grown grapevines. I International symposium on irrigation of horticultural crops. *Acta Horticultuare*, 171, 281-286.
23. Pinheiro, C., Passarinho, J. A. & Ricardo, C. P. (2004). Effect of drought and rewatering on metabolism of *Lupinus albus* organs. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1203-1210.
24. Pirzad, A., Shakiba, M. R., Salmasi, S. Z., Mohamadi, S. A., Darviszadeh, R & Samadi, A. (2011). Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488.
25. Rahman, M. U., Gul, S. & Ahmad, I. (2004). Effects of Water Stress on Growth and Photosynthetic Pigments of Corn (*Zea mays* L.) Cultivars. *International Journal of Agriculture & Biology*, 6(4), 652-655.
26. Sairam, R. K. (1994). Effect of moisture stress on physiological activities of two contrasting wheat genotypes. *Indian Journal of Experimental Biology*, 32, 594- 597.
27. Steinberg, S. L., Miller, J. C. & Mc-Farland, M. J. (1990). Dry matter partitioning and vegetative growth of young peach trees under water stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 17, 6-23.
28. Turhan, E. & Eris, A. (2007). Growth and stomatal behavior of two strawberry cultivars under long-term salinity stress. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 31, 55-61.
29. Virgona, J. M. & Barlow, E. W. R. (1991). Drought stress induces changes in the nonstructural carbohydrate composition of wheat stems. *Australian Journal of Plant Physiology*, 18, 239-247.