تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد دوازدهم، شماره دوم، تابستان ۱۳۹۸
۴۸۱-۴۹۴
http://dx.doi.org/10.22077/escs.2019.1413.1305

بررسی اثرات سالیسیلیک اسید و سایکوسل بر روند تبادلات گازی بادرشبویه (*Dracocephalum moldavica* L.) در شرایط تنش خشکی

علی جلالوند[1*]، بابک عندلیبی[2]، افشین توکلی[3]، پرویز مرادی[4]
۱. دکترای زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان ، ایران
۲. استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان ، ایران
۳. دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، ایران
۴. عضو هیئت‌علمی مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان زنجان، ایران

تاریخ دریافت: ۹۶/۱۲/۱۷؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۰۱/۱۹

چکیده

به‌منظور بررسی اثرات سالیسیلیک اسید و سایکوسل بر تبادلات گازی گیاه دارویی بادرشبویه در شرایط تنش کم‌آبی پژوهشی در بهار سال‌های ۱۳۹۳ و ۱۳۹۴ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان به اجرا درآمد. آزمایش به‌صورت اسپلیت پلات با دو عامل سطوح رطوبتی و تنظیم‌کننده‌های رشد در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار اجرا شد. عامل اصلی سطوح رطوبتی در دو سطح بدون تنش (آبیاری کامل تا انتهای دوره رشد)، تنش کم‌آبی (آبیاری کامل تا قبل از شروع گلدهی و قطع آبیاری قبل از شروع گلدهی تا انتهای دوره رشد) اجرا شد. عامل فرعی سطوح مختلف سالیسیلیک اسید (۸۰۰ و ۱۶۰۰ میکرومولار)، سایکوسل (۶۰۰ و ۱۲۰۰ میکرومولار) و شاهد (محلول‌پاشی با آب مقطر) که قبل از گلدهی به‌صورت یک‌بار محلول‌پاشی اعمال شد. نتایج نشان داد که اثر متقابل مرحله نمونه‌برداری در سال در رطوبت در هورمون برای صفات غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای، تعرق، هدایت روزنه‌ای و کارایی مصرف آب فتوسنتزی در سطح احتمال یک درصد کاملاً معنی‌دار گردید. غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای در مراحل شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی روندی افزایشی دارد اما میزان تعرق، هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و کارایی مصرف آب فتوسنتزی روندی کاهشی دارند. تیمار سایکوسل (۶۰۰ میکرومولار) در مرحله انتهای گلدهی موجب افزایش غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای نسبت به سایر تیمارها شد. تیمار سالیسیلیک اسید (۸۰۰ میکرومولار) موجب افزایش تعرق، هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز نسبت به سایر تیمارها می‌شود. نتایج نشان داد که تیمار سالیسیلیک اسید می‌تواند از طریق کاهش آنزیم کلروفیلاز موجب افزایش کلروفیل شده و سرعت فتوسنتز را افزایش دهد و از طریق افزایش هدایت روزنه‌ای موجب افزایش تعرق شده و اثرات منفی ناشی از تنش خشکی را تعدیل می‌کند.

واژه‌های کلیدی: **بادرشبی، تنش کم‌آبی، فتوسنتز، کارایی مصرف آب فتوسنتزی**

مقدمه

گیاهان همواره در معرض تنش‌های محیطی شامل کمبود آب قابل‌دسترس، بارندگی زیاد، تغییرات دما و کمبود ماده غذایی قرار دارند (Boush et al., 1999). گیاه بادرشبویه با نام علمی *Dracocephalum moldavica* L.، و نام‌های فارسی بادرشبی، بادرشبو، بادرشبویه و شاطرامرزه (Mozhaffrian, 2003)، گیاهی علفی است، بومی آسیای مرکزی و اهلی‌شده در مرکز و شرق اروپا است (Cutt and Klessig, 1992). از عصاره بادرشبویه برای رفع سردرد، سرماخوردگی، ضعف عمومی بدن، به‌عنوان مسکن در دردهای عصبی و اسپاسم-های معدوی و کلیوی، برای شستشوی دهان و درد دندان و خاصیت ضد توموری استفاده می‌شود (Hussein et al., 2006).

کاهش رطوبت برگ و بسته شدن روزنه‌ها اولین تأثیر تنش خشکی در گیاهان بوده که منجر به کاهش ورود

* نگارنده پاسخگو: علی جلالوند. پست الکترونیک: jalalvand.ali24@gmail.com

دی‌اکسید کربن به داخل سلول‌های مزوفیل و کاهش فتوسنتز خالص‌شده که درنهایت با کاهش تولید محصول در گیاه همراه است (Armand et al., 2015). از مهم‌ترین عوامل محدودکننده فتوسنتز در شرایط تنش خشکی عبارت‌اند از (۱) عوامل محدودکننده روزنه‌ای، که با بسته شدن روزنه‌ها همراه بوده و ورود CO_2 به‌عنوان گهرمایه آنزیم روبیسکو را محدود می‌کند، درنتیجه با کاهش CO_2در اطراف آنزیم روبیسکو فرآیند اکسیژناسیون (تنفس نوری) به‌جای کربوکسیلاسیون (فتوسنتز) انجام خواهد شد (Pagter et al., 2005)؛ (۲) عوامل محدودکننده غیر روزنه‌ای که شامل کاهش رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی در اثر تولید گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی (Hosseinzadeh et al., 2014)، کاهش مقدار و فعالیت آنزیم روبیسکو، مهار سنتز ریبولوزبیس‌فسفات و کاهش انتقال الکترون فتوسنتزی به فتوسیستم II است (Pagter et al., 2005).

مطالعات مرتبط با گزینش ارقام حساس و متحمل به تنش خشکی در گیاهان نشان داده است که کاهش غلظت CO_2 درون‌سلولی به دلیل بسته شدن روزنه‌های برگی و ممانعت ورود CO_2 به سلول‌های مزوفیل برگ است (Zlatev and Yordanov, 2004; Ganjealietal, 2011). روزنه‌ها در پاسخ به سیگنال‌های شیمیایی مثل هورمون آبسیزیک اسید (ABA) تولیدشده توسط ریشه‌های دهیدراته بسیار حساس‌اند و به‌سرعت بسته می‌شوند؛ بنابراین بسته شدن روزنه‌ها در طی تنش خشکی گرچه به‌منظور کاهش هدر رفت آب صورت می‌گیرد اما به علت ممانعت از ورود CO_2 می‌تواند فتوسنتز را به کمتر از نقطه جبرانی کاهش دهد (Yordanov.et al., 2003; Karimi et al., 2015). در مطالعه‌ای که بر روی رازیانه انجام شد نتایج نشان داد که تحت تأثیر تنش خشکی غلظت CO_2 درون برگی به‌واسطه بسته شدن (Andalibi and Nori, 2014) افزایش می‌یابد. کاهش روزنه‌ها یکی از ویژگی‌های مهم در ارقام مقاوم به تنش خشکی و کنترل عملکرد روزنه‌ای جهت تغلیظ CO_2 در کلروپلاست سلول‌های مزوفیل به‌منظور فرآیند فتوسنتز است (Rahbarian et al., 2011). برخی مطالعات گزارش کردند که ممانعت از فتوسنتز در شرایط تنش خشکی با افزایش غلظت CO_2 محیط بهبود می‌یابد که این امر تعیین‌کننده نقش کلیدی روزنه‌ها در کاهش فتوسنتز است (Armand et al., 2015). در شرایط تنش کمبود آب میزان فتوسنتز ریحان کاهش می‌یابد و یکی از دلایل آن را کاهش در میزان کلروفیل در طی تنش اعلام کردند (Ameri et al., 2015). کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی طی تنش کم‌آبی به دلیل ناپایداری کمپلکس‌های پروتئین و تخریب کلروفیل با افزایش فعالیت آنزیم‌های تخریب‌کننده کلروفیل و کلروفیلاز است.

گزارش‌شده است که کاربرد سایکوسل با اثرات تعدیل‌کننده مختلفی مانند بسته شدن روزنه‌ها، افزایش محتوای کلروفیل، افزایش غلظت CO_2 و کاهش تعرق اثرات کاهش رشد و عملکرد را در شرایط تنش خشکی تعدیل می‌کند (Pirasteh-Anosheh et al., 2012). پژوهش‌ها نشان داد که محلول‌پاشی سایکوسل انتقال سیتوکینین را از ریشه به ساقه افزایش می‌دهد و منجر به افزایش طول دوره رشد و فتوسنتز در گیاه می‌شود (Omidi et al., 2005). سایکوسل نیز با افزایش مقاومت روزنه‌ای میزان تعرق را کاهش می‌دهد و از هدر رفت آب جلوگیری می‌کند (Saei et al., 2006). سایکوسل می‌تواند موجب تحریک رشد ریشه، کاهش تعرق، افزایش کارایی مصرف آب و مانع از تخریب کلروفیل شود (Wang et al., 2010). سایکوسل در شرایط تنش خشکی در گیاه رازیانه باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق و درنتیجه کاهش هدر رفت آب از گیاه گردید (Andalibi and Nori, 2014). عملکرد بیشتر دانه در گیاهان تیمار شده با سایکوسل به خاطر رشد بیشتر ریشه، افزایش مقاومت روزنه‌ای و پتانسیل آب بیشتر در برگ است (Parida and Das, 2005). محلول‌پاشی ۱۲۰۰ میلی‌گرم در لیتر سایکوسل با افزایش شاخص فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و کاهش شاخص سطح برگ در طول فصل رشد موجب افزایش عملکرد گندم تحت شرایط تنش محدودیت آبی شد (Khalilizaheh et al., 2017). مصرف سالیسیلیک اسید موجب افزایش سیستم‌های دفاعی و کاهش تعرق در چمن آفریقایی می‌شود و میزان محتوای آب نسبی برگ را افزایش می‌دهد (Taheri et al., 2017). محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید تحت شرایط تنش خشکی موجب افزایش هدایت روزنه‌ای در گیاه ریحان شد (Aghlmand et al., 2017). در آزمایشی که بر روی چغندرقند انجام شد نتایج نشان داد که تیمار سالیسیلیک اسید موجب افزایش معنی‌دار سطح برگ، کلروفیل و هدایت‌روزنه‌ای شد (Chraghabadi et al., 2015). با توجه به نیمه حساس بودن گیاه بادرشبویه به شرایط کم‌آبی و اهمیت گیاه دارویی بادرشبویه و مصرف گسترده آن در صنایع

مختلف، این پژوهش به‌منظور ارزیابی روند تغییرات تبادلات گازی در مراحل مختلف نموی در شرایط تنش کم‌آبی به اجرا درآمد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در بهار سال‌های ۱۳۹۳ و ۱۳۹۴ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان واقع در عرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۴۰ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۸ درجه و ۲۴ دقیقه شرقی با ارتفاع ۱۵۷۷ متر در سطح دریا به‌صورت اسپلیت‌پلات با چهار تکرار و پنج تیمار در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی اجرا شد. عامل اصلی سطوح رطوبتی در دو سطح بدون تنش (آبیاری کامل تا انتهای دوره رشد)، تنش خشکی (آبیاری کامل تا قبل از شروع گلدهی و قطع آبیاری قبل از شروع گلدهی تا انتهای دوره رشد) اجرا شد. عامل فرعی سطوح مختلف سالیسیلیک اسید (۸۰۰ و ۱۶۰۰ میکرو مولار)، سایکوسل (۶۰۰ و ۱۲۰۰ میکرو مولار) و شاهد (محلول‌پاشی با آب مقطر) که قبل از گلدهی به‌صورت یک‌بار محلول‌پاشی اعمال شد.

پس از یک شخم و دیسک پاییزه، در فروردین‌ماه هردو سال کرت‌هایی به طول ۲ و عرض یک متر تهیه گردید. ۵۰ کیلوگرم در هکتار ازت، ۵۰ کیلوگرم در هکتار اکسید فسفر و ۸۰ کیلوگرم در هکتار اکسید پتاس در فصل زمستان قبل از کشت گیاهان به‌عنوان مقادیر پایه پخش گردید. در هر کرت چهار ردیف با فاصله بین ردیف ۲۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. بذور بادرشبویه که از شرکت گیاهان دارویی زرین گیاه تهیه گردیده بودند را در روی هر ردیف بافاصله بین بوته حدود ۲۰ سانتی‌متر کاشته شدند و روی آن‌ها توسط ماسه نرم و مرطوب به ضخامت حدود یک سانتی‌متر پوشانیده شد. گیاهان سبز شده در دو مرحله ۲ تا ۴ برگی تنک شدند (Soroori et al., 2013). آبیاری به‌صورت نشتی انجام گردید، در مراحل رشد گیاه به‌ویژه در مراحل اولیه که جوانه‌زنی و رشد بادرشبویه کند بود، مبارزه با علف‌های هرز به‌صورت دستی و مداوم انجام شد.

جدول ۱. نتایج تجزیه خاک محل آزمایش **Table 1. Soil analysis results**

بافت خاک Soil Texture	جرم مخصوص ρb ($g.cm^{-3}$)	رطوبت ظرفیت زراعی FC (%)	عمق Depth (cm)	اسیدیته (pH)	هدایت الکتریکی EC (ds/m)	پتاسیم قابل‌جذب $K_{absorbale}$ ($mg.kg^{-1}$)	فسفر قابل‌جذب $P_{absorbale}$ ($mg.kg^{-1}$)	نیتروژن کل Total N (%)
لومی شنی Sandy-loam	1.564	22.56	0-30	7.54	13.86	267	13.4	0.12

تبادلات گازی

به‌منظور اندازه‌گیری سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ ($\mu mol\ CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)، میزان تعرق ($mmol\ CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)، هدایت روزنه‌ای ($mmol\ CO_2.m^{-2}.s^{-1}$) و غلظت دی‌اکسید کربن در اتاقک زیر روزنه‌ای ($\mu mol.mol^{-1}$)، از دستگاه تحلیل‌گر گاز مادون‌قرمز[1] (IRGA, Modle: LCA, ADC Biosientific: LTD Hoddeston, UK) استفاده شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۱۲-۱۰ صبح و در شدت نور ۱۴۰۰-۱۲۰۰ میکرو مول فتون بر مترمربع بر ثانیه انجام شد (Ahmadi and Baker, 2001; Yuan et al., 2003)، زیرا در شدت‌های نور معادل با ۱۰۰۰ میکرو مول فتون بر مترمربع بر ثانیه هدایت روزنه‌ای به حداکثر می‌رسد. گزارش‌شده است که هدایت روزنه‌ای در طی ساعت ۱۰ صبح تا یک بعدازظهر تغییرات قابل‌توجهی ندارد (Clark and McCiag, 1982; Gruters et al., 1995). قبل از شروع اندازه‌گیری دستگاه ۱۰ دقیقه روشن شد تا کمی گرم شود. برای اندازه‌گیری پارامترهای مربوط به تبادلات گازی، ۵ نمونه از هر کرت به‌صورت تصادفی مشخص و قسمت میانی آخرین برگ هر بوته از هر تیمار در اتاقک شیشه‌ای انبرک دستگاه قرار داده شد و پس از ۳۰ ثانیه که شرایط درون اتاقک به حالت ثابت رسید (Fischer et al., 1998)، داده‌های مربوطه ثبت شد. برآورد تبادلات گازی در سه مرحله شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی صورت گرفت و به‌منظور تفکیک عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای محدودکننده فتوسنتز، تغییرات سرعت فتوسنتز با هدایت روزنه‌ای بررسی شد.

[1] Infrared Gas Analyzer (IRGA)

کارایی مصرف آب فتوسنتزی

در محاسبه کارایی مصرف آب فتوسنتزی از حاصل تقسیم سرعت فتوسنتز بر هدایت روزنه‌ای استفاده می‌شود (Ritchie et al., 1990). کارایی مصرف آب فتوسنتزی شاخصی است که میزان فتوسنتز را به ازای هر واحد هدایت روزنه‌ای و تعرق نشان می‌دهد.

[۱] *هدایت روزنه/سرعت فتوسنتز=کارایی مصرف آب فتوسنتزی*

جهت تجزیه‌وتحلیل داده‌های از نرم‌افزار آماری SAS نسخه ۹/۴ استفاده شد و برای مقایسه میانگین داده‌ها از آزمون چند دامنه‌ای Duncan در سطح احتمال پنج درصد استفاده گردید.

نتایج و بحث

غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای

تجزیه واریانس مرکب نشان داد که اثر متقابل سال در هورمون بر غلظت CO_2 زیرروزنه‌ای در سطح احتمال یک درصد کاملاً معنی‌دار شد و اثر متقابل سال در رطوبت در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار گردید. اثر متقابل مرحله نمونه‌برداری در سال در رطوبت و اثر متقابل مرحله نمونه‌برداری در سال در رطوبت در هورمون در سطح احتمال یک درصد کاملاً معنی‌دار بودند (جدول ۲). مقایسه میانگین‌های دوساله نشان داد که بیشترین غلظت CO_2 زیرروزنه‌ای با ۲۱۸/۳۴ میکرومول بر مول مربوط به مرحله انتهای گلدهی و کمترین غلظت CO_2 زیرروزنه‌ای با ۱۷۸/۷۷ میکرومول بر مول مربوط به مرحله شروع گلدهی است (جدول ۴-۱۰). در شرایط تنش خشکی غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای افزایش می‌یابد (جدول ۴). میانگین نتایج اثر متقابل سطوح رطوبتی در زمان نمونه‌برداری دوساله نشان داد که بالاترین غلظت CO_2 زیر-روزنه‌ای با ۲۳۳/۹۲ میکرومول بر مول مربوط به تیمار تنش در مرحله گلدهی کامل (H2S) و کمترین غلظت CO_2 زیرروزنه‌ای با ۱۷۳/۳۱ میکرومول بر مول مربوط به تیمار شاهد در مرحله شروع گلدهی (H1C) بودند (جدول ۷).

میانگین اثر متقابل هورمون در زمان نمونه‌برداری نشان داد که تیمار سایکوسل ۶۰۰ میکرومولار در مرحله انتهای گلدهی (H3B2) با ۲۴۹/۰۶ میکرومول بر مول بالاترین غلظت CO_2 زیرروزنه‌ای و تیمار سایکوسل ۶۰۰ میکرومولار در مرحله شروع گلدهی (H1B2) با ۱۶۱/۸۶ میکرومول بر مول کمترین غلظت CO_2 زیرروزنه‌ای را دارند و اختلاف معنی‌داری بین تیمارها وجود نداشت (جدول ۸). نتایج نشان داد که از مرحله شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی غلظت CO_2 زیرروزنه‌ای روندی افزایشی دارد. عدم کارایی دستگاه فتوسنتز و آسیب دیدن آن در اثر کمبود آب به عدم-مصرف CO_2 و افزایش غلظت آن منجر می‌شود. افزایش CO_2 زیرروزنه‌ای در شرایط تنش می‌توان به کاهش ظرفیت فتوسنتزی کلروپلاست یا کاهش بازده کربوکسیلاسیون نسبت داد.

مطالعات مرتبط با گزینش ارقام حساس و متحمل به تنش خشکی در گیاهان نشان داده است که کاهش غلظت CO_2 درون‌سلولی به دلیل بسته شدن روزنه‌های برگی و جلوگیری از ورود CO_2 به سلول‌های مزوفیل برگ است (Zlatev and Yordanov, 2004; Ganjeali et al., 2011). کاهش روزنه‌ها یکی از ویژگی‌های مهم در ارقام مقاوم به تنش خشکی کنترل عملکرد روزنه‌ای جهت تغلیظ CO_2 در کلروپلاست سلول‌های مزوفیل به‌منظور فرآیند فتوسنتز است (Rahbarian et al., 2011). گزارش‌شده است که کاربرد سایکوسل به دلیل داشتن اثرات تعدیل‌کننده مختلفی مانند بسته شدن روزنه‌ها، افزایش محتوای کلروفیل، افزایش غلظت CO_2 و کاهش تعرق، اثرات کاهش رشد و عملکرد را در شرایط تنش خشکی تعدیل می‌کند (Pirasteh-Anosheh et al., 2012). کاربرد سایکوسل در شرایط تنش خشکی در گیاه رازیانه موجب افزایش معنی‌دار سرعت فتوسنتز و کاهش هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق در شرایط تنش شد (Andalibi and Nori, 2014). تحت شرایط تنش، هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد اما کارایی مصرف آب فتوسنتزی و غلظت CO_2 اتاقک زیر روزنه افزایش می‌یابد (Da-Costa et al., 2004).

تعرق

نتایج تجزیه مرکب دوساله نشان داد که اثر متقابل سال در هورمون در رطوبت بر میزان تعرق در سطح احتمال یک درصد کاملاً معنی‌دار بود. اثر متقابل مرحله نمونه‌برداری در سال در هورمون و اثر متقابل مرحله نمونه‌برداری در سال در رطوبت در هورمون در سطح احتمال یک درصد کاملاً معنی-دار بودند (جدول ۲).

مقایسه میانگین‌های دو ساله نشان داد که بالاترین میزان تعرق با ۳/۱۲ میلی مول بر متر مربع در ثانیه در گیاه شاهد و کمترین آن با ۱/۷۰ میلی مول بر متر مربع در ثانیه متعلق

به گیاه در شرایط تنش خشکی بود (جدول ۴). مقایسه میانگین سطوح مختلف هورمون بر میزان تعرق نشان داد که تیمار سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرومولار بالاترین میزان تعرق را با ۲/۷۰ میلی مول بر مترمربع در ثانیه و تیمار سایکوسل ۱۲۰۰ میکرومولار با ۲/۲۲ میلی مول بر مترمربع در ثانیه کمترین میزان تعرق را نسبت به سایر تیمارها داشتند (جدول ۵).

جدول ۲. تجزیه واریانس (میانگین مربعات) مرکب تبادلات گازی در گیاه بادرشبویه طی دو سال آزمایش

Table 2. Analysis of combined variance (mean of squares) of gas exchanges in moldavian balm in two years of experiment

S.O.V.	منابع تغییرات	درجه آزادی df	غلظت CO_2 زیر روزنه Intercellular CO_2 concentration	تعرق Transpiration	هدایت روزنه Stomatal conductance	فتوسنتز Photosynthesis	کارایی مصرف آب فتوسنتز Photosynthesis water use efficiency
Year (Y)	سال	1	717.40	30.90**	0.03**	145.33**	810.39
Error 1	خطای ۱	6	3850.71	6.36	0.004	10.87	1588.67
Moisture (M)	رطوبت	1	12513.77**	118.27**	0.18**	320.19**	36611.56**
Y×M	سال× رطوبت	1	8099.80*	18.68**	0.02**	49.21**	3729.73**
Error 2	خطای ۲	6	4028.34	2.14	0.002	4.06	2497.23
Growth regulators (GR)	تنظیم‌کننده رشد	4	989.11	1.55**	0.003**	1.76	2670.72**
M×GR	تنظیم‌کننده رشد×رطوبت	4	2378.50	0.34	0.0001	2.44	2029.96**
Y× Gr	سال × تنظیم‌کننده رشد	4	7243.62**	1.35**	0.003**	2.30	1723.01**
Y× Gr× M	سال × رطوبت × تنظیم‌کننده رشد	4	1896.38	1.74**	0.004**	4.70	2377.38**
Error 3	خطای ۳	48	1530.20	0.40	0.0005	1.70	464.11
Sampling stage(S)	مرحله نمونه‌برداری (مرحله)	2	42175.36**	12.18**	0.007**	113.53**	8802.75**
S ×M	مرحله نمونه-برداری×رطوبت	2	8938.52**	14.1**	0.014**	32.007**	12908.67**
S ×Y	مرحله ×سال	2	1915.02	36.73**	0.054**	274.56**	3110.84**
S ×Y×M	مرحله ×سال×رطوبت	2	7605.80**	0.98	0.002**	6.45	3729.82**
Error 4	خطای ۴	24	1769.71	0.98	0.0008	4.60	1611.40**
S× Gr	مرحله ×تنظیم‌کننده‌رشد	8	3760.90*	1.34**	0.001**	14.39**	3249.72**
S× Gr×M	مرحله × رطوبت× تنظیم‌کننده رشد	8	1429.57	0.80*	0.002**	3.28	2818.13**
S× Gr× Y	مرحله × سال × تنظیم‌کننده رشد	8	3248.80*	1.06**	0.002**	2.80	912.07*
S× Gr×Y×M	مرحله×سال×رطوبت×تنظیم‌کننده‌رشد	8	4027.31**	0.95**	0.003**	3.70	1582.22**
Error 5	خطای ۵	95	1432.07	0.33	0.0003	2.65	347.97
CV (%)	ضریب تغییرات (درصد)		*18.48*	*23.92*	*25.82*	*31.45*	*21.70*

*و * *: به ترتیب نشان دهنده معنی‌داری در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

* And **: Significant at the 0.05and 0.01probability levels, respectively

جدول ۳. مقایسه میانگین اثرات سال بر تبادلات گازی در گیاه بادرشبویه (نتایج دوساله)

Table 3. Comparison of the mean year effects of gas exchanges in Moldavian balm (two years results)

Year	سال	غلظت CO_2 زیرروزنه Intercellular CO_2 concentration μmol. mol^{-1}	تعرق Transpiration mmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance μ $molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	فتوسنتز Photosynthesis μ $molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	کارایی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthesis water use efficiency μmol $CO_2.mol^{-1}$
2014-15	**۱۳۹۳**	202.55[a]	2.76[a]	0.08[a]	5.95[a]	4.19[a]
2015-16	**۱۳۹۴**	206.88[a]	2.05[a]	0.06[b]	4.40[b]	87.69[a]

حروف مشابه در هر ستون بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین سطوح عامل مورد بررسی براساس آزمون دانکن در سطح ۵٪ می باشد.

The same letters in each column represent no significant differences between the means based on Duncan test in 0.05 probability level.

جدول ۴. مقایسه میانگین اثرات سطوح رطوبتی برتبادلات گازی در گیاه بادرشبویه (نتایج دوساله)

Table 4. Comparison of the mean of moisture levels effects of gas exchange in Moldavian balm (two years results)

Moisture	سطوح رطوبتی	غلظت CO_2 زیرروزنه Intercellular CO_2 concentration μmol. mol^{-1}	تعرق Transpiration mmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance μ $molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	فتوسنتز Photosynthesis μ $molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	کارایی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthesis water use efficiency μmol $CO_2.mol^{-1}$
C[§]	**شاهد**[§]	196.57[a]	3.12[a]	0.10[a]	6.35[a]	73.30[b]
S	**تنش**	212.77[a]	1.07[b]	0.04[b]	4.01[b]	98.45[a]

حروف مشابه در هر ستون بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین سطوح عامل مورد بررسی براساس آزمون دانکن در سطح ۵٪ می باشد.

[§] شاهد و تنش به ترتیب نشان‌دهنده شاهد (آبیاری تا انتهای فصل رشد) و تنش خشکی (قطع کامل آبیاری تا انتهای دوره رشد) می‌باشند.

The same letters in each column represent no significant differences between the means based on Duncan test in 0.05 probability level.

[§] C and S means Control (Irrigation until the end of the growth season) and Drought Stress (Complete irrigation cut until the end of the growth season).

جدول ۵. مقایسه میانگین اثرات سطوح مختلف تنظیم‌کننده رشد بر تبادلات گازی گیاه بادرشبویه (نتایج دوساله)

Table 5. Comparison of the effects of different levels of growth regulators on the gas exchange in Moldavian balm (two year results)

Growth regulator	تنظیم‌کننده رشد	غلظت CO_2 زیرروزنه Intercellular CO_2 concentration μmol. mol^{-1}	تعرق Transpiration mmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance μ $molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	فتوسنتز Photosynthesis μ $molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	کارایی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthesis water use efficiency μmol $CO_2.mol^{-1}$
Control	**شاهد**	199.72[a]	2.31[b]	0.06[b]	5.05[a]	92.90[a]
CCC 600	**سایکوسل ۶۰۰**	212.76[a]	2.41[b]	0.07[b]	5.30[a]	86.86[b]
CCC 1200	**سایکوسل ۱۲۰۰**	198.51[a]	2.22[b]	0.06[b]	5.21[a]	93.30[a]
Salicylic acid 800	**سالیسیلیک اسید ۸۰۰**	204.04[a]	2.70[a]	0.08[a]	5.43[a]	77.30[c]
Salicylic Acid1600	**سالیسیلیک اسید ۱۶۰۰**	208.70[a]	2.38[b]	0.07[b]	4.93[a]	79.33b[c]

حروف مشابه در هر ستون بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین سطوح عامل مورد بررسی براساس آزمون دانکن در سطح ۵٪ می باشد.

The same letters in each column represent no significant differences between the means based on Duncan test in 0.05 probability level.

مقایسه میانگین مراحل نمونه‌برداری نشان داد که بیشترین میزان تعرق با ۲/۶۷ میلی مول بر مترمربع در ثانیه مربوط به مرحله شروع گلدهی و کمترین میزان آن با ۱/۹۵ میلی مول بر مترمربع در ثانیه مربوط به مرحله انتهای گلدهی بود (جدول ۶). مقایسه میانگین اثر متقابل سطوح رطوبتی در زمان برداشت نشان داد که تیمار شاهد در مرحله گلدهی کامل (H2C) با ۳/۵۸ میلی مول بر مترمربع در ثانیه بیشترین و تیمار تنش خشکی در مرحله انتهای گلدهی (H3S) با ۱/۰۳ میلی مول بر مترمربع در ثانیه کمترین تعرق را داشتند (جدول ۷). میانگین‌های دوساله اثر متقابل هورمون در زمان برداشت نشان داد که تیمار سالیسیلیک اسید ۱۶۰۰ میکرومولار در مرحله شروع گلدهی (H1B5) با ۳/۰۲ میلی مول بر مترمربع در ثانیه بیشترین سطح تعرق را داشت و تیمار سایکوسل ۶۰۰ میکرومولار در مرحله انتهای گلدهی (H3B1) با ۱/۷۰ میلی مول بر مترمربع در ثانیه کمترین میزان تعرق را دارد (جدول ۸).

میزان تعرق از مرحله شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی روندی کاهشی از خود نشان داد. کاهش میزان تعرق در شرایط تنش خشکی به غلت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای است. به‌طوری‌که با افزایش شدت تنش میزان تعرق کاهش بیشتری پیدا کرد. سایکوسل در مرحله انتهای گلدهی با افزایش رشد ریشه و تولید هورمون ABA در ریشه و ارسال آن به برگ‌ها موجب افزایش مقاومت روزنه‌ای شده و میزان تعرق را کاهش می‌دهد و از هدر رفت آب جلوگیری می‌کند؛ اما تیمار سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرومولار در مرحله شروع گلدهی که شدت تنش هنوز خیلی زیاد نیست با افزایش هدایت روزنه‌ای، افزایش سطح برگ و افزایش کلروفیل موجب افزایش سرعت تعرق می‌گردد. روند مشابهی در مقایسه میانگین‌های میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای در تیمارها مشاهده می‌شود. با این تفاوت که شدت کاهش هدایت روزنه‌ای در مقایسه با میزان تعرق بیشتر بود. کاهش میزان تعرق در تیمارهای تحت تنش احتمالاً به دلیل بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای است.

ارقام حساس به تنش خشکی، توانایی جلوگیری از کاهش شدید تعرق را نداشته و درنهایت با اختلال در انتقال فعال و غیرفعال به ترتیب در آوندهای آبکش و چوب در معرض اثرات منفی کاهش فشار تورگر و پژمردگی قرار می‌گیرند (Rahbarian et al., 2011). مصرف سالیسیلیک اسید موجب افزایش سیستم‌های دفاعی و کاهش تعرق در گیاه می‌شود و میزان محتوای آب نسبی برگ را افزایش می‌دهد (Taheri et al., 2017). کاهش میزان تعرق در تیمارهای تحت تنش به علت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت‌روزنه-ای است که علاوه بر تولید ABAدر ریشه و ارسال آن به برگ‌ها، در اثر کاهش پتانسیل آماسی در برگ نیز به وجود می‌آید و به‌احتمال‌زیاد از طریق ABAتولیدشده در خود برگ‌ها عمل می‌کند (Yamori et al.,.2013). سایکوسل نیز با افزایش مقاومت روزنه‌ای میزان تعرق را کاهش می‌دهد و از هدر رفت آب جلوگیری می‌کند (Saei et al., 2006). سایکوسل می‌تواند موجب تحریک رشد

جدول ۶. مقایسه میانگین‌های تبادلات گازی بادرشبویه در مراحل مختلف نمونه‌برداری (نتایج دوساله)

Table 6. Comparison of the average gas exchange of the Moldavian balm at different sampling stages (two year results).

مرحله نمونه‌برداری Sampling stage	غلظت CO_2 زیرروزنه Intercellular CO_2 concentration $\mu mol.\ mol^{-1}$	تعرق Transpiration $mmol\ CO_2.m^{-2}.s^{-1}$	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance $\mu\ molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	فتوسنتز Photosynthesis $\mu\ molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	کارایی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthesis water use efficiency $\mu mol\ CO_2.mol^{-1}$
شروع گلدهی Start flowering	178.77[b]	2.67[a]	0.074[a]	6.45[a]	97.53[a]
گلدهی کامل Full flowering	216.91[a]	2.60[a]	0.08[a]	5.07[b]	83.36[b]
انتهای گلدهی End flowering	218.34[a]	1.95[b]	0.06[b]	4.02[c]	77.04[b]

حروف مشابه در هر ستون بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین سطوح عامل موردبررسی است.

The same letters in each column represent no significant differences between the means based on Duncan test in 0.05 probability level.

جدول ۷. مقایسه میانگین تبادلات گازی در گیاه بادرشبویه تحت تأثیر اثر متقابل سطوح رطوبتی × زمان نمونه‌برداری (نتایج دوساله)

Table 7. Comparison of the average gas exchange in the Moldavian balm under the influence of the interaction between the moisture levels and sampling time (two year results)

تیمار Treatment	غلظت CO_2 زیرروزنه Intercellular CO_2 concentration $\mu mol.\ mol^{-1}$	تعرق Transpiration $mmol\ CO_2.m^{-2}.s^{-1}$	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance $\mu\ molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	فتوسنتز Photosynthesis $\mu\ molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	کارایی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthesis water use efficiency $\mu mol\ CO_2.mol^{-1}$
H_1C	173.31[c]	2.78[b]	0.086[b]	6.99[a]	95.28[b]
H_1S	181.17[bc]	2.43[b]	0.06[c]	5.84[b]	100...13[a]
H_2C	199.03[b]	3.58[a]	0.12[a]	6.15[a]	56.57[c]
H_2S	233.92[a]	1.62[c]	0.039[d]	3.99[c]	110.15[a]
H_3C	210.21[b]	2.87[b]	0.092[b]	5.85[b]	69.01[c]
H_3S	227.17[a]	1.03[d]	0.029[d]	2.18[d]	85.07[b]

حروف مشابه در هر ستون بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین سطوح عامل مورد بررسی می باشد. H_1 و H_2 و H_3: به ترتیب نمونه‌برداری در مراحل شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی؛ C و S: به ترتیب شاهد (آبیاری تا انتهای فصل رشد) و تنش خشکی (قطع کامل آبیاری تا انتهای دوره رشد).

The same letters in each column represent no significant differences between the levels of the agent are examined. H1, H2, H3: Respectively Sampling was done at the Start flowering, full flowering and flowering end. C and S: Control (Irrigation until the end of the growth season) and drought stress (Complete irrigation cut until the end of the growth season).

ریشه، کاهش تعرق، افزایش کارایی مصرف آب و مانع از تخریب کلروفیل شود (Wang et al., 2010). سایکوسل در شرایط تنش خشکی در گیاه رازیانه باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق و درنتیجه کاهش هدر رفت آب از گیاه گردید، اما موجب بالا رفتن دمای برگ‌ها شد، این افزایش به حدی نبود که گیاه با تنش حرارتی آسیب ببیند (Andalibi and Nori, 2014).

هدایت روزنه‌ای

نتایج تجزیه واریانس نشان داد اثر رطوبت و هورمون و مرحله نمونه‌برداری و نیز اثرمتقابل سال در رطوبت در هورمون و اثرمتقابل مرحله نمونه‌برداری در سال در رطوبت در هورمون بر هدایت روزنه‌ای معنی‌دار است (جدول ۲).

مقایسه میانگین اثرات سطوح رطوبتی بر هدایت روزنه‌ای نشان داد که در شرایط تنش خشکی هدایت روزنه‌ای به شکل معنی‌داری کاهش می‌یابد (جدول ۴). مقایسه میانگین‌های دوساله اثرات سطوح مختلف هورمون بر هدایت روزنه‌ای نشان داد که تیمار سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرومولار بالاترین هدایت روزنه‌ای را نسبت به سایر تیمارها دارد (جدول ۵).

نتایج مقایسه میانگین هدایت روزنه‌ای در مراحل نمونه-برداری نشان داد که مرحله گلدهی کامل با ۰/۰۸۰ میلی مول بر مترمربع در ثانیه بیشترین و مرحله انتهای گلدهی با ۰/۰۶۰ میلی مول بر مترمربع در ثانیه کمترین هدایت روزنه‌ای را دارند (جدول ۶). میانگین‌های اثرات متقابل سطوح رطوبتی در زمان نمونه‌برداری نشان داد که بالاترین هدایت روزنه‌ای با ۰/۱۲ میلی مول بر مترمربع در ثانیه مربوط به تیمار شاهد در مرحله گلدهی کامل (H2C) و کمترین میزان آن با ۰/۰۲۹ میلی مول بر مترمربع در ثانیه مربوط به تیمار تنش در مرحله انتهای گلدهی (H3S) بود (جدول ۷). همچنین نتایج میانگین‌های اثر متقابل هورمون در زمان برداشت نشان داد که تیمار سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرومولار در مرحله گلدهی کامل (H2B4) با ۰/۰۹۰ میلی مول بر مترمربع در ثانیه بالاترین و تیمار سایکوسل ۶۰۰ میکرومولار در مرحله انتهای گلدهی (H3B1) با ۰/۰۴۹ میلی مول بر مترمربع در ثانیه کمترین میزان هدایت روزنه‌ای را داشتند (جدول ۸).

در شرایط تنش خشکی هدایت روزنه‌ای کاهش پیدا می-کند به‌طوری‌که بیشترین هدایت روزنه‌ای با ۰/۰۸ میلی مول بر مترمربع در ثانیه در مرحله گلدهی کامل و کمترین هدایت روزنه‌ای با ۰/۰۶ میلی مول بر مترمربع در ثانیه در مرحله انتهای گلدهی بود. سایکوسل با افزایش مقاومت روزنه‌ای از طریق تولید هورمون ABA در ریشه و انتقال آن به برگ‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای میزان تعرق را کاهش می‌دهد و از هدر رفت آب جلوگیری می‌کند. سایکوسل همچنین با افزایش محتوای نسبی آب برگ از طریق افزایش رشد ریشه‌ها و جذب آب بیشتر موجب تعدیل اثر تنش خشکی می‌شود.

جدول ۸. میانگین تبادلات گازی تحت تأثیر اثر متقابل هورمون × زمان نمونه‌برداری (نتایج دوساله)

Table 8. Average gas exchanges affected by hormone interaction × sampling time (two year results)

تیمار Treatment	غلظت CO_2 زیربرگ Intercellular CO_2 concentration $\mu mol.\ mol^{-1}$	تعرق Transpiration $mmol\ CO_2.m^{-2}.s^{-1}$	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance $\mu\ molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	فتوسنتز Photosynthesis $\mu\ molCO_2.m^{-2}.s^{-1}$	کارایی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthesis water use efficiency $\mu mol\ CO_2.mol^{-1}$
H_1B_1	186.87^{c}	2.62^{c}	0.07^{c}	5.92^{b}	102.84^{b}
H_1B_2	161.86^{d}	2.35^{c}	0.063^{c}	6.12^{b}	95.61^{b}
H_1B_3	166.75^{d}	2.35^{c}	0.063^{c}	6.50^{ab}	111.83^{a}
H_1B_4	185.00^{cd}	2.91^{b}	0.081^{b}	6.90^{a}	88.97^{b}
H_1B_5	185.75^{cd}	3.02^{a}	0.087^{ab}	6.65^{a}	89.29^{b}
H_2B_1	211.94^{bc}	2.61^{c}	0.073^{c}	5.42^{b}	88.30^{c}
H_2B_2	215.69^{b}	2.95^{b}	0.085^{ab}	6.48^{ab}	109.95^{a}
H_2B_3	209.31^{c}	2.38^{b}	0.08^{b}	5.09^{c}	86.07^{c}
H_2B_4	223.25^{b}	2.91^{b}	0.09^{a}	5.09^{c}	66.83^{d}
H_2B_5	222.18^{b}	2.12^{d}	0.062^{c}	3.28^{d}	65.65^{d}
H_3B_1	200.37c	1.70^{e}	0.049^{d}	3.80^{d}	87.54^{c}
H_3B_2	249.06^{a}	1.82^{ed}	0.058^{d}	3.09^{d}	56.55^{d}
H_3B_3	221.98^{b}	1.93^{d}	0.055^{d}	4.06^{d}	81.97^{c}
H_3B_4	203.87^{c}	2.27^{c}	0.075^{c}	4.30^{c}	76.10^{cd}
H_3B_5	218.18^{b}	2.01^{d}	0.065^{c}	4.86^{c}	83.06^{c}

حروف مشابه در هر ستون بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین سطوح عامل مورد بررسی می باشد. H_1 و H_2 و H_3: به ترتیب نمونه‌برداری در مراحل شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی؛ B_1 و B_2 و B_3 و B_4 و B_5: شاهد (محلول‌پاشی با آب مقطر) ، سایکوسل ۶۰۰ میکرومولار، سایکوسل ۱۲۰۰ میکرومولار، سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرومولار و سالیسیلیک اسید ۱۶۰۰ میکرومولار.

The same letters in each column represent no significant differences between the levels of the agent are examined. H1, H2, H3: Respectively Sampling was done at the Start flowering, full flowering and flowering end; B_1, B_2, B_3, B_4 and B_5 are Control (Irrigation with distilled water), Cycoce l600 micromolar, Cycoce 1200 micromolar, Salicylic acid 800 micromolar, Salicylic acid 1600 micromolar.

کاربرد سایکوسل در شرایط تنش خشکی در گیاه رازیانه به علت تولید هورمون ABA موجب کاهش هدایت روزنه‌ای و افزایش مقاومت روزنه‌ای در شرایط تنش شد (Andalibi and Nori, 2014). کاهش میزان تعرق در تیمارهای تحت تنش به علت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت‌روزنه‌ای است که علاوه بر تولید ABA در ریشه و ارسال آن به برگ‌ها، در اثر کاهش پتانسیل آماسی در برگ نیز به وجود می‌آید و به‌احتمال‌زیاد از طریق ABA تولیدشده در خود برگ‌ها عمل می‌کند (Yamori et al., 2013). سایکوسل نیز با افزایش مقاومت روزنه‌ای و کاهش هدایت روزنه‌ای میزان تعرق را کاهش می‌دهد و از هدر رفت آب جلوگیری می‌کند (Saei et al., 2006). بر اساس تحقیقات انجام‌شده روی سه کولتیوار درخت زیتون، کاربرد ۳۰۰۰ میلی‌گرم در لیتر سایکوسل در شرایط تنش خشکی، موجب افزایش مقاومت روزنه‌ای و کاهش هدایت روزنه‌ای گردید (Nejadsahebi et al., 2010). محلول‌پاشی ۱۲۰۰ میلی‌گرم در لیتر سایکوسل با افزایش شاخص فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل، هدایت روزنه‌ای و کاهش شاخص سطح برگ در طول فصل رشد موجب افزایش عملکرد گندم تحت شرایط تنش محدودیت آبی شد (Khalilizadeh et al., 2017). کاربرد سالیسیلیک اسید هدایت‌روزنه‌ای را در برگ‌های لوبیا کاهش می‌دهد (Khodary, 2004). محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید تحت شرایط تنش خشکی بر روی نهال‌های خیار موجب کاهش هدایت روزنه‌ای نسبت به تیمار شاهد شد به‌طوری‌که با افزایش غلظت سالیسیلیک اسید در سطح ۱ میلی مولار هدایت روزنه‌ای را ۹۶ درصد کاهش داد. احتمالاً این کاهش هدایت روزنه‌ای به اثر ضد تعرقی ایجادشده به‌وسیله اسپری برگی با سالیسیلیک اسید برمی‌گردد (Mardani et al., 2010). محلول‌پاشی سالیسیک اسید تحت شرایط تنش خشکی موجب افزایش هدایت روزنه‌ای در گیاه ریحان شد (Aghlmand et al., 2017). در آزمایشی که بر روی چغندرقند انجام شد نتایج نشان داد که

محلول‌پاشی برگی در مرحلهٔ ۴ برگی، هم‌زمان با تنش شوری انجام شد، نتایج نشان داد که تیمار اسید سالیسیلیک موجب افزایش معنی‌دار سطح برگ، کلروفیل و هدایت روزنه‌ای شد (Chraghabadi et al., 2015).

سرعت فتوسنتز

سرعت فتوسنتز در تجزیه مرکب دوساله به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر اثر متقابل سال در رطوبت قرار گرفت. اثر متقابل مرحله نمونه‌برداری در رطوبت در سال در سطح احتمال یک درصد بر سرعت فتوسنتز کاملاً معنی‌دار بود (جدول ۲). مقایسه میانگین دوساله اثر سطوح رطوبتی بر سرعت فتوسنتز نشان داد که در شرایط تنش خشکی سرعت فتوسنتز کاهش پیدا می‌کند (جدول ۴). مقایسه میانگین سطوح مختلف هورمون بر سرعت فتوسنتز نشان داد که تیمار سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرومولار با ۵/۴۳ میکرومول بر مترمربع در ثانیه بیشترین و تیمار سالیسیلیک اسید ۱۶۰۰ میکرومولار با ۴/۹۳ میکرومول بر مترمربع در ثانیه کمترین سرعت فتوسنتز را نسبت به سایر تیمارها دارند (جدول ۵). مقایسه میانگین سرعت فتوسنتز در مراحل نمونه‌برداری نشان داد که بیشترین سرعت فتوسنتز با ۶/۴۵ میکرومول بر مترمربع در ثانیه در مرحله شروع گلدهی و کمترین سرعت فتوسنتز با ۴/۰۲ میکرومول بر مترمربع در ثانیه در مرحله انتهای گلدهی بود (جدول ۶). نتایج مقایسه میانگین دوساله اثرات سطوح رطوبتی در زمان نمونه‌برداری نشان داد که تیمار شاهد (آبیاری) در مرحله شروع گلدهی (H1C) با ۶/۹۹ میکرومول بر مترمربع در ثانیه بیشترین و تیمار تنش خشکی در مرحله انتهای گلدهی (H3S) با ۲/۱۸ میکرومول بر مترمربع در ثانیه کمترین سرعت فتوسنتز را دارا بودند (جدول ۷). همچنین مقایسه میانگین دوساله اثر متقابل هورمون در زمان نمونه‌برداری نشان داد که تیمار سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرومولار در مرحله شروع گلدهی (H1B4) با ۶/۹۰ میکرومول بر مترمربع در ثانیه بیشترین و تیمار سایکوسل ۶۰۰ میکرومولار در مرحله انتهای گلدهی (H3B2) با ۳/۰۹ میکرومول بر مترمربع در ثانیه کمترین میزان سرعت فتوسنتز را دارا بودند (جدول ۸).

با افزایش شدت تنش خشکی میزان فتوسنتز به علت کاهش میزان کلروفیل و افزایش تخریب کلروفیل به علت افزایش آنزیم کلروفیلاز به‌شدت کاهش می‌یابد. به‌طوری‌که از مرحله شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی فتوسنتز روندی کاهشی دارد. سالیسیلیک اسید احتمالاً از طریق افزایش سطح برگ، افزایش کلروفیل و جلوگیری از بیوسنتز اتیلن موجب افزایش فتوسنتز و ماده خشک در گیاه می‌شود.

در آزمایشی که بر روی گیاه ریحان انجام شد نتایج نشان داد که با افزایش تنش خشکی کلروفیل برگ کاهش می‌یابد اما محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید موجب شد که تغییرات کلروفیل روند افزایشی پیدا کند. ازآنجاکه میزان کلروفیل با میزان فتوسنتز و ماده خشک مرتبط هستند بیشتر بودن میزان کلروفیل با افزایش غلظت سالیسیلیک اسید می‌تواند به افزایش فتوسنتز و ماده خشک منجر شود (Ramrudi and Khoram, 2013). کاهش میزان کلروفیل برگ کلزا تحت تنش خشکی نیز گزارش‌شده است (Nikan and Ghorbanli, 2007). گزارش‌شده است که کاربرد سالیسیلیک اسید به قسمت‌های برگی گیاه کلزا میزان کلروفیل را افزایش داد (Ghani et al., 2003). همچنین گزارش‌شده است که تیمار بذور لوبیا با سالیسیلیک اسید موجب افزایش کلروفیل برگ گردید (Pak Meher, 2009). سالیسیلیک اسید نقش محوری در تنظیم فرایندهای فتوسنتز، افزایش میزان کلروفیل و جلوگیری از بیوسنتز اتیلن و تعدیل اثرات تنش خشکی دارد (Haiati and Rowshan, 2014). سالیسیلیک اسید باعث تأخیر در کاهش مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی می‌شود بنابراین به تعدیل در کاهش مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی و احتمالاً موجب حفظ سازوکار و فعالیت روبیسکو و مقدار آن می‌شود (Khodary et al., 2004). در یک بررسی محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید با افزایش توان آنتی‌اکسیدانی بابونه ازجمله کارتنوئیدها، موجب کاهش مقدار پراکسیداسیون لیپیدها و مقدار H_2O_2 و حفاظت بیشتر از غشاهای سلولی و فتوسنتزی و رنگیزه‌های فتوسنتزی شده و از کاتابولیسم کلروفیل جلوگیری کرده است (Costa et al., 2005). در آزمایشی که بر روی گیاه گندم نیا (چمن بز) تحت شرایط تنش خشکی انجام شد نتایج نشان داد که محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، هدایت روزنه‌ای و میزان کاروتنوئید برگ کاهش پیدا کرد اما شدت کاهش در کلروفیل b کمتر بود. افزایش معنی‌دار محتوای کلروفیل، کلروفیل a و کارتنوئید در شرایط محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید گزارش شده است و نتیجه این امر افزایش سرعت فتوسنتز دانسته است (Taghipour et al., 2013).

کارایی مصرف آب فتوسنتزی

کارایی مصرف آب فتوسنتزی به‌طور معنی‌داری در تجزیه مرکب دوساله تحت تأثیر رطوبت و هورمون و مرحله نمونه-برداری قرار گرفت. اثر متقابل سال در رطوبت در هورمون نیز در این صفت معنی‌دار به دست آمد. همچنین اثر متقابل مرحله نمونه‌برداری در سال در هورمون در رطوبت در سطح احتمال یک درصد کاملاً معنی‌دار شد (جدول ۲). مقایسه میانگین دوساله سطوح رطوبتی نشان داد که در شرایط تنش خشکی کارایی مصرف آب فتوسنتزی افزایش می‌یابد (جدول ۴). مقایسه میانگین اثرات سطوح مختلف هورمون نشان داد که تیمار سایکوسل ۱۲۰۰ میکرومولار با ۹۰/۳۰ میکرومول کربن بر مول آب بیشترین و تیمار سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرو مولار با ۷۷/۳۰ میکرومول کربن بر مول آب کمترین کارایی مصرف آب فتوسنتزی را داشتند (جدول ۵). مقایسه میانگین دوساله مراحل مختلف نمونه‌برداری نشان داد که بالاترین کارایی مصرف آب فتوسنتزی ۹۷/۵۳ میکرومول کربن بر مول آب مربوط به مرحله شروع گلدهی و کمترین ۷۷/۰۴ میکرومول کربن بر مول آب آن مربوط به مرحله انتهای گلدهی بود (جدول ۶).

مقایسه میانگین دوساله اثر متقابل سطوح رطوبتی در زمان برداشت نیز نشان داد که تیمار تنش خشکی در مرحله گلدهی (H2S) با ۱۱۰/۱۵ میکرومول کربن بر مول آب بالاترین و تیمار شاهد (آبیاری) در مرحله گلدهی (H2C) با ۵۶/۵۷ میکرومول کربن بر مول آب کمترین کارایی مصرف آب فتوسنتزی را داشتند (جدول ۷). میانگین‌های دوساله اثر متقابل هورمون در زمان نمونه‌برداری نشان داد که تیمار سایکوسل ۱۲۰۰ میکرو مولار در شروع گلدهی (H1B3) با ۱۱۱/۸۳ میکرومول کربن بر مول آب بیشترین و تیمار سایکوسل ۶۰۰ میکرومولار در مرحله انتهای گلدهی (H3B2) با ۵۶/۵۵ میکرومول کربن بر مول آب کمترین کارایی مصرف آب فتوسنتزی را داشتند (جدول ۸).

کارایی مصرف آب فتوسنتزی در شرایط تنش خشکی افزایش می‌یابد به‌طوری‌که کارایی مصرف آب فتوسنتزی از مرحله شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی روندی افزایشی دارد. سایکوسل موجب کاهش سطح برگ، افزایش ضخامت برگ و افزایش میزان کلروفیل در برگ می‌شود و موجب افزایش فتوسنتز شده و از طریق افزایش مقاومت روزنه‌ای موجب کاهش تعرق و افزایش کارایی مصرف آب فتوسنتزی می‌گردد.

گزارش‌شده است که کاربرد سایکوسل اثرات تعدیل‌کننده مختلفی مانند بسته شدن روزنه‌ها، افزایش محتوای کلروفیل، افزایش غلظت CO_2، کاهش تعرق و افزایش کارایی مصرف آب فتوسنتزی اثرات کاهش رشد و عملکرد را در شرایط تنش خشکی تعدیل می‌کند (Pirasteh-Anosheh et al., 2012). کاربرد سایکوسل در شرایط تنش خشکی در گیاه رازیانه موجب افزایش معنی‌دار سرعت فتوسنتز و کاهش هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق و افزایش کارایی مصرف آب فتوسنتزی در شرایط تنش شد (Andalili and Nori, 2014). کاهش میزان تعرق در تیمارهای تحت تنش به علت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت‌روزنه‌ای است که علاوه بر تولید ABA در ریشه و ارسال آن به برگ‌ها، در اثر کاهش پتانسیل آماسی در برگ نیز به وجود می‌آید و به‌احتمال‌زیاد از طریق ABA تولیدشده در خود برگ‌ها عمل می‌کند (Yamori et al., 2013). سایکوسل نیز با افزایش مقاومت روزنه‌ای میزان تعرق را کاهش می‌دهد و از هدر رفت آب جلوگیری می‌کند (Saei et al., 2006). سایکوسل می‌تواند موجب تحریک رشد ریشه، کاهش تعرق، افزایش کارایی مصرف آب فتوسنتزی و مانع از تخریب کلروفیل شود (Wang et al., 2010). محلول‌پاشی ۱۲۰۰ میلی‌گرم در لیتر سایکوسل با افزایش شاخص فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل، هدایت روزنه‌ای و کاهش شاخص سطح برگ در طول فصل رشد موجب افزایش عملکرد گندم تحت شرایط تنش محدودیت آبی شد (Khalilzadeh et al., 2017).

نتیجه‌گیری کلی

نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که با اعمال تنش خشکی تبادلات گازی گیاه دچار تغییرات معنی‌دار می‌شود. به‌طوری-که با بسته شدن روزنه‌ها، مقاومت روزنه‌ای افزایش‌یافته و منجر به کاهش سرعت فتوسنتز می‌شود. با تشدید شدن تنش سیکل کلوین نیز آسیب دید و با عدم مصرف CO_2 غلظت آن در اتاقک زیر روزنه‌ای افزایش می‌یابد. میزان تعرق از مرحله شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی روندی کاهشی از خود نشان داد. کاهش میزان تعرق در شرایط تنش خشکی به غلت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای است. به‌طوری‌که با افزایش شدت تنش میزان تعرق کاهش بیشتری پیدا کرد. سایکوسل در مرحله انتهای گلدهی با تولید هورمون ABA در ریشه و ارسال آن به برگ‌ها موجب افزایش مقاومت

روزنه‌ای شده و میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای را کاهش می‌دهد و از هدر رفت آب جلوگیری می‌کند؛ اما تیمار سالیسیلیک اسید ۸۰۰ میکرومولار در مرحله شروع گلدهی که شدت تنش هنوز خیلی زیاد نیست با افزایش هدایت روزنه‌ای، افزایش سطح برگ و افزایش کلروفیل موجب افزایش سرعت تعرق می‌گردد. روند مشابهی در مقایسه میانگین‌های میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای در تیمارها مشاهده می‌شود. با این تفاوت که شدت کاهش هدایت روزنه‌ای در مقایسه با میزان تعرق بیشتر بود. کاهش میزان تعرق در تیمارهای تحت تنش احتمالاً به دلیل بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای است. سرعت فتوسنتز از مرحله شروع گلدهی، گلدهی کامل و انتهای گلدهی روندی کاهشی داشت. تیمار سالیسیلیک اسید احتمالاً از طریق افزایش سطح برگ، افزایش کلروفیل، جلوگیری از بیوسنتز اتیلن و کاهش آنزیم کلروفیلاز موجب افزایش فتوسنتز در گیاه می‌شود. تیمار سایکوسل از طریق افزایش مقاومت روزنه‌ای و کاهش هدایت روزنه‌ای موجب کاهش تعرق و کاهش سرعت فتوسنتز گردیده و درنتیجه کارایی مصرف آب فتوسنتزی افزایش پیدا می‌کند.

منابع

Aghlmand, S., Esmailpour, B., Jalilvand, P., Heidari, H., 2017. Effect of salicylic acid and paclobutrazole on growth and physiological traits of basil under water stress conditions. Process and Plant Function, 9, 35-44.

Ahmadi, A., Baker, D.A., 2001. The effect of water stress on activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. Plant Growth Regulation. 35, 81-91.

Amiri, A., Parsa, M., Nezami, A., Ganjeali, A., 2011. The effects of drought stress at different phenological stages on growth indices of chickpea (*Cicer arietinum* L.) in greenhouse conditions. Iranian Journal of Pulses Research 1, 69-84. [In Persian]

Andlibi, B., Nori. F., 2014. The effect of cycocel on photosynthetic activity and essential oil of Foeniculum vulgare under drought stress. Plant Biology of Iran. 29, 91-104.

Armand, N., Amiri, H., Ismaili, A., 2015. Interaction of methanol spray and water-deficit stress on photosynthesis and biochemical characteristics of *Phaseolus vulgaris* L. cv. Sadry. Photochemistry and Photobiology. 10, 1111-12548.

Boush, S.M., Schwrz, K., Alegre, L., 1999. Enhanced formation of α-tocopherol and highly Oxidize diterpenes in water-stressed Rosemary plants. Plant Physiology. 121, 1047-1052.

Clark, J.M., McCiag, T.N., 1982. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. Crop Science. 22, 503-505.

Costa, M.L., Civello, P.M., Chaves, A.R., Martinez, G.A., 2005. Effects of ethephon and 6-benzylaminopurine on chlorophyll degrading enzymes and a peroxidase-linked chlorophyll bleaching during post-harvest senescence of broccoli (*Brassica oleracea* L.) at 20°C. Post-harvest Biology and Technology. 35, 191-199.

Cutt, J. R., Klessig, D.F., 1992. Salicylic acid in plants a changing perspective. Pharmaceutical Technology. 16, 25-34.

DaCosta, M., Wang, Z., Huang, B., 2004. Physiological adaptation of Kentucky bluegrass localized soil drying. Crop Science. 44, 1307-1314.

Fischer, R.A., Rees, D., Sayer, K.D., Lu, Z.M., Candon, A.G., Saavedra, A.L., 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthesis rate, and coolercanopies. Crop Science. 38, 1467-1475.

Ganjeali, A., Porsa, H., Bagheri, A., 2011. Assessment of Iranian chickpea (*Cicer arietinum* L.) germplasms for drought tolerance. Agriculture Water Management. 98, 1477-1484.

Ghai, N., Setia, R.C., Setia, N., 2003. Effect of paclobutrazol and salicylic acid on chlorophyll content, hill activity and yield components in *Brescia napus* L. Phytomorphology. 52, 83-87.

Gruters, U., Fangmeir, A., Jager, H.J., 1995. Modelling stomatal responses of spring wheat (*Tritium aestivum* L.) to ozone and different levels of water supply. Environmental Pollution. 80, 141-149.

Haiati, P., Rowshan, V., 2014. Effects of exogenous salicylic acid on growth factors and quality and quantity of essential oil in *Satureja hortensis* L. Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants. 29, 808-817.

Hosseinzadeh, S.R., Cheniany, M., Salimi, A., 2014. Effects of foliar application of methanol on physiological characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. Iranian Journal of Pulses Research. 5, 71-82. [In Persian with English summary].

Hussein, M.S., El-Sherbeny, S.E., Khalil, M.Y., Naguib, N.Y., Aly, S.M., 2006. Growth characters and chemical constituents of *Dracocephalum moldavica* L. plants in relation to compost fertilizer and planting distance. Journal of Scientica Horticulture. 108, 322-331.

Karimi, S., Yadollahi, A., Arzani, K., 2015. Gas-exchange response of almond genotypes to water stress. Photosynthetica. 53, 29-34.

Khalilzadeh, R., Seyed Sharifi, R., Jalilian, J., 2017. The effect of cycocel and seed inoculation with growth promoting bacteria on yield, chlorophyll fluorescence indexon some physiological traits of wheat under water restriction conditions. Process and Plant Function. 21, 247-258.

Khodary, A.S.E., 2004. Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt stressed maize plants. International Journal of Agriculture and Biology. 226, 1560–8530.

Mardani, H. Bayat, H., Azizi, M., 2010. Effect of salicylic acid spray on morphological and physiological characteristics of cucumber seedlings (*Cucumis sativus* L.) under drought stress conditions. Iranian Horticultural Science. 3: 326-320.

Mozhafrian, V., 2003. Dictionary of the Iranian Plant Names. Contemporary Culture Publications. Tehran. 362 pp.

Nejadsahebi, M., Moallemi, N., Landi, A., 2010. Effects of cycocel and irrigation regimes on some physiological parameters of three olive cultivars. American Journal of Applied Sciences. 7, 459-465.

Niakan M., Ghorbanli M., 2007. The effect of drought stress on growth parameters, photosynthetic factors, content of protein, Na and K in shoot and root in two soybean cultivar. Rostaniha. 8, 17-29. [In Persian with English Summery]

Omidi, H., Sorushzadeh, A., Salehi, A., Dinghizli, F., 2005. Evaluation of priming effects on germination of rapeseed. Agricultural Sciences and Industrials. 19, 125-135. [In Persian with English summary].

Pagter, M., Bragato, C., Brix, H., 2005. Tolerance and physiological responses of Phragmites australis to water deficit. Aquatic Botany. 81, 285-299.

Pak Mehr, A., 2009. Priming effect of salicylic acid on some morphological and physiological properties of cowpea under water stress. MSc thesis, Faculty of Agriculture, Zanjan University. [In Persian with English Summery]

Parida, A.K., Dass, A.B., 2005. Salt tolerance and salinity effects of NaCl salinity on respiration, photosynthesis and leaf extension growth in Beta vulgaris. Plant, Cell and Environment. 6, 675-677.

Pirasteh-Anosheh, H., Emam, Y., Ashraf, M., Foolad, M. R., 2012. Exogenous application of salicylic acid and chlormequat chloride alleviates negative effects of drought stress in wheat. Advanced Studies in Biology. 4, 501-520.

Rahbarian, R., Khavari-nejad, R., Ganjeali, A., Bagheri, A.R., Najafi, F., 2011. Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water. Acta Biologica Cracoviensia-Series Botanica. 53, 47-56.

Soroori, S., Moghadam, M., Hasheme Moghadam, H., 2013. Effect of nitrogen fertilizer and row spacing on yield and amount of essential oil *Dracocephalum moldavica* L. Journal of Agricultural Improvement. 4, 179-194

Ramrudi, M., Khoram, AS., 2013. Interaction effects of salicylic acid spraying and irrigation treatments on some quantitative, qualitative and osmotic factors of Basil. Journal of Applied Ecophysiology of Plants. 1, 19-32.

Saei, A., Zamani, Z., Talaie, A., Fatahi, R., 2006. Influence of drought stress periods on olive (*Olea europaea* L.) leaves stomata. International Journal of Agriculture and Biology. 4, 430-433.

Taghipour, Z., Asghari-Zakaria, R., Zare, N., Zadeh, S., 2014. Evaluation of drought stress tolerance in several populations of *Aegilops triuncialis*. Iranian Journal of Rangelands and Forests Plant Breeding and Genetic Research 22: 55-66. [In Persian with English Summery]

Taheri, S., Arghavani, M., Mortazavi, S., 2017. Morph physiological evaluation of African lawn affected by salicylic acid under water stress conditions. Iranian Horticultural Science. 2, 431-442. [In Persian with English Summery]

Wang, L.J., Fan, L., Loescher, W., Duan, W., Guo-Jie, L., Jian-Shan, C., Hai, L., Li., S., 2010. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under heat stress and accelerates recovery in grapevine leaves. BMC Plant Biology. 10, 34-41.

Yamori, M., Hikosaka, K., Way, D.A., 2013 Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. Photosynthesis Research. 13, 74- 76.

Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T., 2003. Plant responses to drought and stress tolerance. Bulgharestan Journal of Plant Physiology. 2, 187-206.

Yuan, G., Luo, Y., Sun, X., Tang, D., 2003. Evaluation of crop water stress index for detection water stress in winter wheat in the north china plain. Agricultural Water Management. 64, 29-40.

Zlatev, Z.S., Yardanov, I.T., 2004. Effect of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. Bulgarian Journal of Physiology. 30, 3-18.