

تغییرات روزانه تبادلات گازی فتوسنتزی در دو رقم پسته (*Pistacia vera L.*) ایرانی

Diurnal Variations in Photosynthetic Gas Exchanges in Two Iranian Pistachio (*Pistacia vera L.*) Cultivars

محمودرضا روزبان^۱، کاظم ارزانی^۲ و سیدمجید میرلطیفی^۳

۱- دانشجوی دکتری باغبانی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران

۲- استاد، دانشگاه تربیت مدرس، تهران

۳- دانشیار، دانشگاه تربیت مدرس، تهران

تاریخ دریافت: ۱۳۸۷/۱۲/۱ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۸/۲/۳۱

چکیده

روزبان، م. ر.، ارزانی، ک.، و میرلطیفی، س. م. ۱۳۸۸. تغییرات روزانه تبادلات گازی فتوسنتزی در دو رقم پسته (*Pistacia vera L.*) ایرانی. مجله به‌زراعی نهال و بذر ۲-۲۵ (۳): ۲۸۵-۳۰۰.

تغییرات روزانه نرخ فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق در سطح برگ‌های دو رقم پسته (*Pistacia vera L.*) ایرانی، در ارتباط با نوسانات روزانه دمای برگ، کسر فشار بخار و تراکم جریان فوتونی فتوسنتزی ارزیابی گردید. الگوی تغییرات روزانه‌ی نرخ‌های جذب و تحلیل CO₂ در این بررسی دارای دو نقطه اوج بود که نقطه اوج اول در ساعات ۹:۰۰ و ۸:۰۰ صبح به ترتیب در ارقام بادامی و قزوینی پدیدار شد. در هر دو ژنوتیپ نیز نقطه اوج دوم در ساعت ۱۶:۰۰، و پایین‌ترین نرخ فتوسنتز خالص در ساعت ۱۵:۰۰ مشاهده گردید. بالاترین میزان فتوسنتز ارقام بادامی و قزوینی به ترتیب در شدت جریان فوتونی ۱۵۰۰ و ۱۱۵۰ میکرومول فوتون بدست آمد. استنباط می‌شود هدایت روزنه‌ای در ارقام بادامی اساساً توسط کسر فشار بخار بالاتر از ۳/۵ کیلوپاسکال و دمای برگ بالاتر از ۳۲ درجه سانتی‌گراد، و در ارقام قزوینی توسط کسر فشار بخار بالاتر از ۳/۸ کیلوپاسکال و دمای برگ بالاتر از ۳۳ درجه سانتی‌گراد محدود می‌شود. علاوه بر آن عملکرد کوانتومی تثبیت کربن در دماهای برگ بالاتر از ۲۴ درجه سانتی‌گراد کاهش یافت. الگوی روزانه تبادلات گازی برگ نشان داد که عوامل روزنه‌ای تا حدود زیادی مسئول افت نرخ فتوسنتز خالص در ساعات بعد از ظهر بودند، هر چند که عوامل غیر روزنه‌ای نیز در این پدیده دخالت داشتند.

واژه‌های کلیدی: پسته، فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای، تعرق، دمای برگ، کسر فشار بخار و تراکم جریان فوتونی.

آدرس الکترونیکی نگارنده مسئول: arzani_k@modarres.ir

این مقاله قسمتی از رساله دکتری نگارنده اول می‌باشد.

مقدمه

مطالعه تبادلات گازی برگ، ارزیابی مستقیم پاسخ‌های فیزیولوژیکی گیاه به شرایط محیطی مختلف را امکان‌پذیر می‌سازد (De Palma, 1998). فتوسنتز، مهم‌ترین فرآیند فیزیولوژیکی گیاه است که نقشی محوری در تثبیت کربن و تولید مواد آلی دارد (Huang *et al.*, 2006). از طرفی، برگ‌ها اصلی‌ترین اندام فتوسنتزکننده گیاهان محسوب می‌شوند (Aschan and Pfan, 2003) و فعالیت خالص فتوسنتزی آنها بسته به شدت نور، دمای برگ، دمای هوا و رطوبت نسبی محیط، در فصول مختلف سال و در ساعات مختلف روز، متفاوت است (Downton *et al.*, 1987; Lasko, 1985; Cuevas *et al.*, 2006). تغییرات روزانه فصلی تبادلات گازی، تاکنون در انجیر (Zafer and Aksoy, 2007)، انگور (Zhang *et al.*, 1995; Chaumont *et al.*, 1994; Cuevas *et al.*, 2006) زردآلو (Arzani, 1994)، کیوی (Greaves and Buwalda, 1996) و بسیاری از گونه‌های دیگر (Zhang *et al.*, 1995) Spunda *et al.*, 2005; Gue *et al.*, 2002; Huang *et al.*, 2006) ارزیابی شده است. تغییرات نرخ جذب و تحلیل CO₂ و دیگر پارامترهای تبادلات گازی برای وارسته 'Bianca' بررسی گردیده است (Novello, 1998).

تغییرات فصلی فعالیت‌های فتوسنتزی ارقام پسته احمدآقایی، اوحدی و کله‌قوچی نیز مطالعه شده (Fotouhi Baninasab *et al.*, 2007; Ghazvini *et al.*, 2007)، اما گزارشی در خصوص الگوی تغییرات روزانه تبادلات گازی ارقام و ژنوتیپ‌های پسته بومی ایران موجود نیست.

نرخ جذب و تحلیل خالص CO₂ و هدایت روزنه‌ای در گونه‌های میوه‌ای سه کربنه (C₃) به شرایطی نظیر تشعشع خورشیدی، دمای برگ، کسر فشار بخار، و وضعیت آبی خاک و گیاه وابسته است و ظرفیت ارقام برای تعدیل تغییرات محیطی و افزایش کارایی مصرف آب، از تفاوت خصوصیات بیوشیمیایی و پاسخ‌های روزنه‌ای برگ‌های آنها نشأت می‌گیرد (Massonnet *et al.*, 2007). هدف از مطالعه حاضر، ارزیابی تغییرات روزانه‌ی نرخ فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق، و نیز تعیین کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتومی تثبیت کربن دو ژنوتیپ پسته ایران، و ارتباط آنها با نوسانات دمای برگ، کسر فشار بخار برگ به هوا و تراکم جریان فوتونی فتوسنتزی در سطح برگ بود. نتایج حاصل از این بررسی به شناخت حدود و آستانه‌هایی از متغیرهای محیطی منتهی می‌شود که به تغییر مقادیر تبادلات گازی فتوسنتزی در هر یک از ژنوتیپ‌ها می‌انجامد.

مواد و روش‌ها

الف) مواد گیاهی

این بررسی روی دانه‌های پنج ساله و غیربارده حاصل از بذور بدست آمده از گرده‌افشانی آزاد (Half-Sib) ارقام پسته‌ی بادامی (*P. vera* L. cv. 'Badami') و قزوینی (*P. vera* L. cv. 'Qazvini') در دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس انجام شد. بذور پس از جمع‌آوری از روی پایه‌های مادری و دریافت نیاز سرمایی، قبل از کاشت به مدت ۱۰ دقیقه با قارچ کش بنومیل ۳ در هزار ضدعفونی، و بدنبال شستشو، به مدت ۲۴ ساعت در آب مقطر غوطه‌ور شدند. بذور خیسانده شده در میان پارچه کفنی مرطوب قرار داده شدند و پس از دو هفته جوانه‌دار گردیدند. بذور جوانه‌دار شده در داخل کیسه‌های پلی‌اتیلنی حاوی مخلوط خاکی شامل نسبت یک به دو کود دامی پوسیده و خاک باغچه، کشت، و در اسفندماه به گلدان‌های حاوی مخلوط خاکی لومی سیلتی منتقل شدند. نهال‌های آزمایشی از ۳ ماه پیش از شروع اندازه‌گیری‌ها، از هر گونه اعمال تنش خشکی مصون نگهداشته شدند و رطوبت خاک آنها تا حد ظرفیت مزرعه حفظ گردید.

ب) پارامترهای ارزیابی شده

نرخ جذب و تحلیل خالص CO_2 (A)، هدایت روزنه‌ای (g_s)، نرخ تعرق (E)، دمای برگ (T_{leaf})، تراکم جریان فوتونی فتوسنتز (PPFD)، کارایی مصرف آب (WUE) و

عملکرد کوانتوم (Φ)، پارامترهایی بودند که در واحد سطح برگ ارزیابی شدند. برای محاسبه کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن در ساعات مختلف روز، به ترتیب از نسبت‌های A/E و A/PPFD استفاده گردید. دمای محیط ($^{\circ}C$) و رطوبت نسبی هوا (%) نیز با کمک یک ترموهیگرومتر دیجیتال در طول آزمایش ثبت شد. مقادیر کسر فشار بخار (VPD) برگ به هوا نیز با استفاده از دماهای هوا و برگ، و رطوبت نسبی هوا، به کمک حسابگر برخط سامانه 'آتوگرو' (Autogrow System Ltd., NZ) محاسبه گردید.

ج) روش تحقیق

در هر دانه‌ال، ۵ برگ بالغ و سالم از بخش‌های میانی شاخه‌های اطراف تاج پوشه (Canopy) انتخاب گردید و اندازه‌گیری تبادلات گازی برگ‌ها (برگچه‌ها) در هوای آزاد و تحت شرایط طبیعی دما، نور و رطوبت نسبی هوا با دستگاه قابل حمل LCA_4 (ADC BioScientific Ltd., UK) مجهز به سامانه تجزیه‌کننده گاز فروسرخ (IRGA)، و محفظه برگی PLC_4 مجهز به حس‌گرهای دما و تراکم جریان فوتونی انجام پذیرفت. محفظه برگ در هر اندازه‌گیری در جهتی قرار گرفت که حداکثر دریافت مستقیم نور خورشید را در شرایط مزرعه داشته باشد (Novello, 1998). قرائت پارامترها در ۳ روز بدون ابر متوالی در هفته ابتدایی شهریور سال ۸۷

انجام شد و داده‌ها از ساعت ۶ تا ۱۸ (زمان استاندارد) بطور ساعتی جمع‌آوری شدند. انتخاب هفته ابتدایی شهریور، محدوده ثبت تبدلات گازی را در فاصله زمانی بین سپیده‌دم (Dawn) و غروب (Dusk) خورشید قرار می‌داد. ضمن آنکه کاهش نسبی دمای هوا در این زمان به رشد طبیعی نهال‌ها کمک می‌کرد. همه اندازه‌گیری‌ها روی برگ‌های کاملاً توسعه یافته انجام شد و چهار مرتبه در هر زمان اندازه‌گیری تکرار گردید.

د) تجزیه‌های آماری

تعیین اشتباه استاندارد (SE) میانگین‌ها و نیز روابط بین پارامترهای تبدلات گازی با استفاده از نرم‌افزار آماری MINITAB 13.2 (Minitab Inc.)، و ترسیم نمودارها با نرم‌افزار EXCEL 2007 انجام شد.

نتایج و بحث

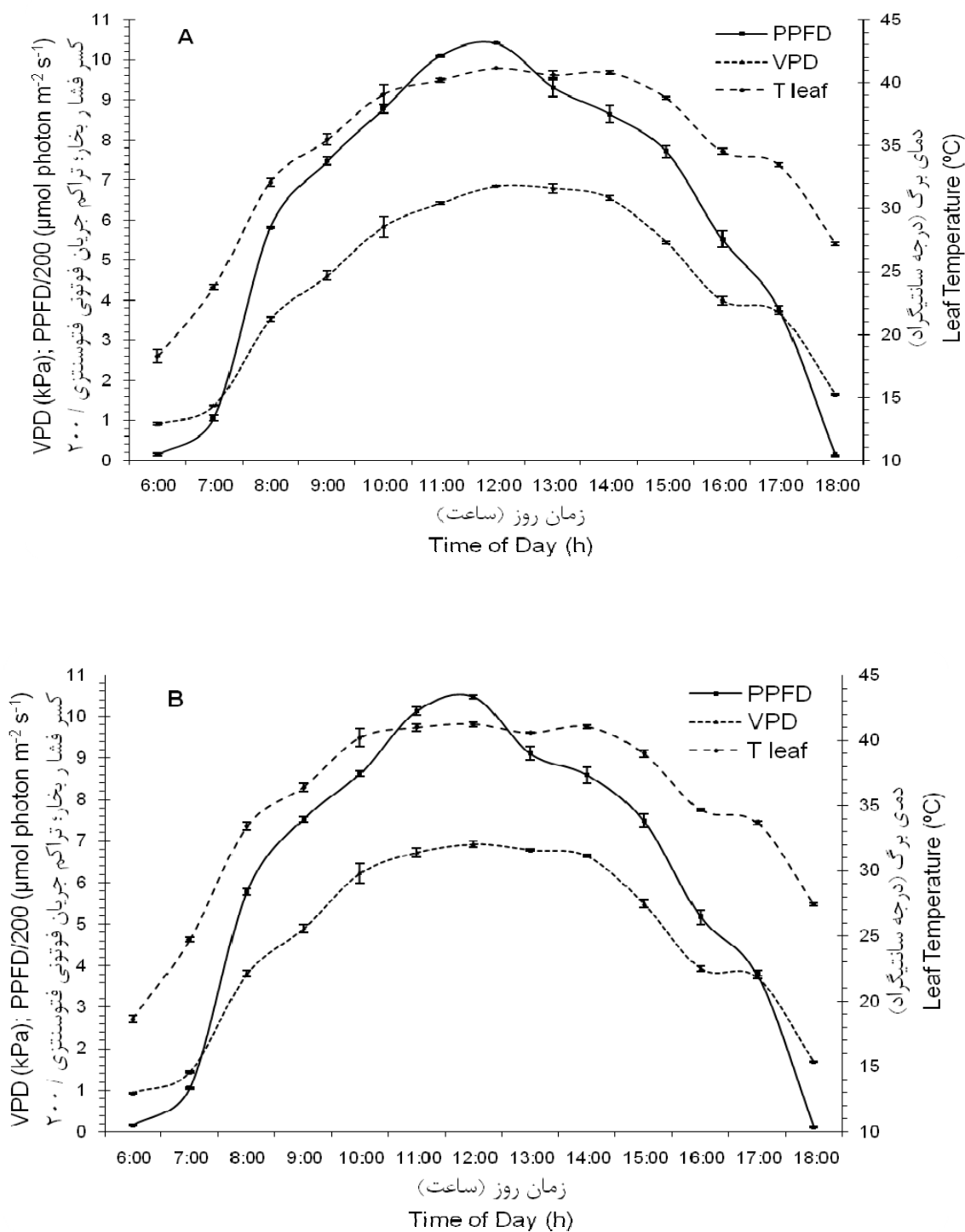
شدت جریان فوتونی فتوستتزی در ساعت ۶:۰۰ صبح، حدود ۲۸ میکرومول فوتون بر متر مربع بر ثانیه بود که در ساعات ۸:۰۰ و ۱۰:۰۰ به ترتیب تا ۱۱۶۱، ۱۷۵۴ و ۲۰۸۰ میکرومول فوتون افزایش یافت (شکل ۱). مقادیر شدت جریان فوتونی پس از ساعت ۱۲:۰۰، مشابه ساعات متناظر پیش از ظهر بود و در ساعت ۱۸:۰۰، مجدداً به کمترین میزان خود در حدود ۲۳ میکرومول رسید.

دمای برگ رقم بادامی پسته در ساعت ۶:۰۰ صبح، ۱۸/۲ درجه سانتی‌گراد بود که در ساعات

۸:۰۰، ۱۰:۰۰ و ۱۲:۰۰ به ترتیب تا ۳۲/۱، ۳۹ و ۴۱/۱ درجه افزایش یافت. این روند پس از ساعت ۱۲:۰۰ رو به کاهش گذاشت و در ساعت ۱۸:۰۰ به ۲۷/۱ درجه سانتی‌گراد رسید. دما برگ‌های پسته رقم قزوینی در طول روز اندکی بالاتر از دماهای متناظر در رقم قزوینی بود به ویژه این تفاوت تا ساعت ۱۲:۰۰ محسوس‌تر بود. بدین ترتیب که در ساعت ۶:۰۰، دمای ۱۸/۶ درجه سانتی‌گراد ثبت گردید و در ساعات ۸:۰۰، ۱۰:۰۰ و ۱۲:۰۰ به ترتیب تا ۳۳/۳، ۴۰/۱ و ۴۱/۲ درجه سانتی‌گراد بالا رفت. برگ‌های این رقم در ساعت ۱۸:۰۰، دارای میانگین دمای ۲۷/۴ درجه سانتی‌گراد بودند (شکل ۱).

در رقم بادامی در ساعت ۶:۰۰ صبح، مقدار کسر فشار بخار آن ۰/۹۱ کیلو پاسکال بود و به موازات افزایش دمای هوا و برگ، و کاهش رطوبت نسبی هوا، به تدریج افزایش یافت تا به بالاترین میزان خود در ساعت ۱۲:۰۰ رسید (۶/۸۵ کیلو پاسکال) و پس از آن رو به کاهش گذاشت تا نهایتاً در ساعت ۱۸:۰۰، به ۱/۶۳ کیلو پاسکال تقلیل یافت. در رقم قزوینی، مقادیر کسر فشار بخار هوا به برگ با ۰/۹۳ کیلو پاسکال در ساعت ۶:۰۰ صبح شروع شد و پس از رسیدن به حداکثر مقدار خود در ساعت ۱۲:۰۰ (۶/۹۲ کیلو پاسکال)، رو به کاهش گذاشت تا در ساعت ۱۸:۰۰ به ۱/۶۸ کیلو پاسکال رسید (شکل ۱).

منحنی تغییرات روزانه نرخ فتوستتز خالص



شکل ۱- تغییرات روزانه تراکم جریان فوتونی، دمای برگ و کسر فشار بخار در ارقام پسته بادامی (A) و قزوینی (B)

Fig. 1. Diurnal variation in photon flux density, leaf temperature and vapour pressure deficit in 'Badami' (A) and 'Qazvini' (B) pistachio cultivars

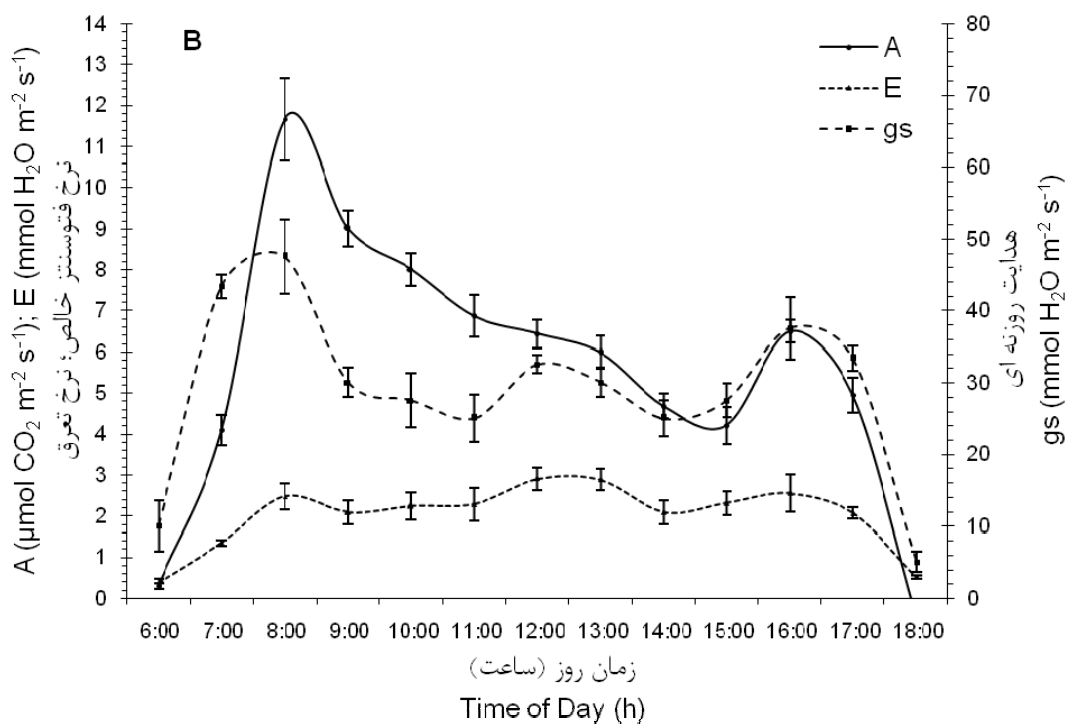
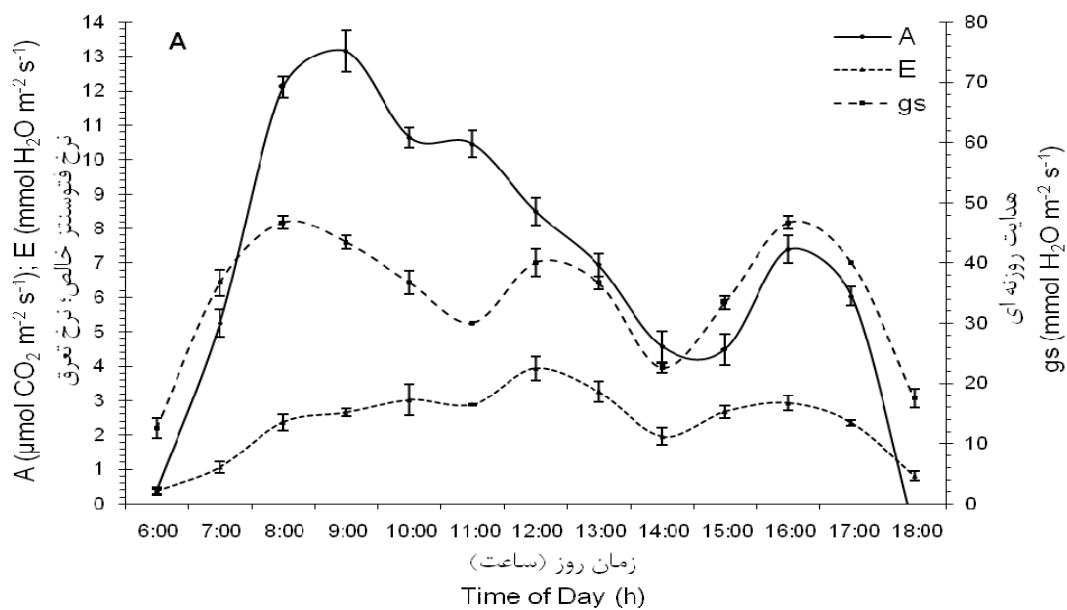
شدت جریان فوتونی مشابه، بطور قابل‌ملاحظه‌ای بالاتر از نقاط اوج دوم بود. ضمن آنکه نرخ فتوسنتز خالص رقم بادامی به جز در ساعات ابتدایی روز (قبل از ساعت ۸:۰۰) و ساعات ۱۴:۰۰ تا ۱۵:۰۰ (افت میان‌روز)، بالاتر از رقم قزوینی بود.

کمترین نرخ هدایت روزانه‌ای برگ‌های هر دو رقم، در هنگام سپیده‌دم و غروب خورشید اتفاق افتاد که مقادیر آن برای رقم بادامی به ترتیب معادل ۱۳ و ۱۸، و برای رقم قزوینی برابر ۱۰ و ۵ میلی‌مول H_2O بر متر مربع بر ثانیه بود (شکل ۲). بیشترین هدایت روزانه‌ای نیز در ساعت ۸:۰۰ صبح ثبت گردید که در رقم بادامی، ۴۷ و در رقم قزوینی، ۴۸ میلی‌مول بر متر مربع بر ثانیه بود (شکل ۲). نرخ فتوسنتز خالص، هدایت روزانه‌ای رقم بادامی نیز به استثنای ساعات ابتدایی روز (قبل از ساعت ۸:۰۰) و ساعت ۱۴:۰۰ (افت میان‌روز)، بالاتر از رقم قزوینی بود.

نرخ تعرق در ساعات آغازین صبح (۶:۰۰)، ۰/۳۵ میلی‌مول H_2O بر متر مربع بر ثانیه بود، در میان روز به بالاترین مقدار خود رسید (به ترتیب ۳/۹۳ و ۲/۹۰ میلی‌مول در ارقام بادامی و قزوینی) و به دنبال آن کاهش یافت (شکل ۲).

بیشترین عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن در هر دو رقم پسته بادامی و قزوینی در ساعت ۷:۰۰ صبح بدست آمد که به ترتیب برابر ۲۱ و ۲۰ میکرومول CO_2 بر میلی‌مول فوتون بود. عملکرد کوانتومی دو رقم، در ساعت

در هر دو رقم، دارای دو نقطه اوج بود. در شدت جریان فوتونی فتوسنتزی ۲۸ میکرومول در سطح برگ، میانگین جذب و تحلیل خالص CO_2 برای رقم بادامی، ۰/۳۵ میکرومول بر متر مربع بر ثانیه بود که در ساعت ۶:۰۰ صبح ثبت گردید و بیشترین مقدار آن، ۱۳/۱۶ میکرومول بود که در ساعت ۹:۰۰ صبح قرائت شد (اوج اول). به دنبال این اوج، جذب و تحلیل خالص کربن رو به کاهش گذاشت و در حوالی ساعت ۱۵:۰۰ به ۴/۴۷ میکرومول رسید (افت بعد از ظهر). نرخ جذب و تحلیل مجدداً در ساعت ۱۶:۰۰ تا میزان ۷/۳۹ میکرومول افزایش یافت (اوج دوم) و در ساعت ۱۸:۰۰ هنگامی که شدت جریان فوتونی به همان سطوح آغازین ساعت صبح کاهش پیدا کرده بود، به کمترین مقدار خود در حدود صفر رسید. در رقم قزوینی، میانگین جذب و تحلیل خالص CO_2 در شدت جریان ۲۹ میکرومول در سطح برگ، ۰/۲۹ ثبت گردید و روند صعودی آن تا ساعت ۱۸:۰۰ ادامه داشت که در این زمان به بالاترین مقدار خود در حدود ۱۱/۶۶ میکرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه رسید (اوج اول). همچون رقم بادامی، نرخ جذب و تحلیل خالص کربن مجدداً در ساعت ۱۶:۰۰، افزایش دیگری داشت (اوج دوم) و به حدود ۶/۴۹ میکرومول رسید و در ساعت ۱۸:۰۰ که آخرین مرحله از تبادلات گازی ثبت گردید، مقدار آن به حدود صفر کاهش پیدا کرد (شکل ۲). مقادیر فتوسنتز خالص در نقاط اوج اول هر دو رقم، تحت



شکل ۲- تغییرات روزانه فتوسنتز خالص، تعرق و هدایت روزنه‌ای در ارقام بادامی (A) و قزوینی (B)
 Fig. 2. Diurnal variation in net photosynthesis, transpiration and stomatal conductance in 'Badami' (A) and 'Qazvini' (B) pistachio cultivars

مذکور می‌باشد. عملکرد کوانتومی تثبیت کربن به موازات افزایش دمای برگ تا رسیدن به ۲۴ °C افزایش یافت و پس از آن تا رسیدن به دماهای حدود ۴۰ درجه سانتی‌گراد از یک سیر نزولی پیروی کرد (شکل ۴).

نور در کنار دما و رطوبت به عنوان مهم‌ترین عوامل محیطی تأثیرگذار در رشد گیاهان محسوب می‌شود. در مطالعه حاضر، منحنی فتوسنتز خالص برگ‌های دو رقم پسته بادامی و قزوینی در طول روز دارای دو نقطه اوج بود که در اوایل صبح به حداکثر مقدار خود رسید و به دنبال آن در ساعات ۱۴:۰۰ تا ۱۵:۰۰ به کمترین مقدار خود کاهش پیدا کرد. این نرخ در ساعت ۱۶:۰۰ دومین نقطه اوج خود را تجربه کرد که نرخ پایین‌تری را در مقایسه با نقطه اوج اول به خود اختصاص داده بود (شکل ۲). کسر پایین فشار بخار، شدت جریان بالای فوتون و دمای مطلوب هوا در ابتدای روز، عواملی بودند که در به حداکثر رسیدن میزان فتوسنتز در برگ‌های پسته نقش داشتند. الگوی نرخ فتوسنتز خالص در اواسط روز کاملاً با تغییرات هدایت روزنه‌ای قابل توجه بود. بدین معنی که متعاقب کاهش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای در اثر بسته شدن نسبی روزنه‌ها در ساعت ۱۴:۰۰، مقدار CO₂ کمتری وارد برگ‌ها شده و تأثیر آن ساعتی بعد بر روی فتوسنتز خالص گیاه نمایان گردید. این روند در افزایش مجدد نرخ فتوسنتز در ساعت ۱۶:۰۰ نیز کاملاً مشهود بود (شکل ۲). وجود منحنی روزانه فتوسنتز خالص با دو نقطه اوج در طول

۱۶:۰۰ نقطه اوج دیگری نیز داشت که با دومین نقطه اوج نرخ‌های جذب و تحلیل خالص کربن، هدایت روزنه‌ای و کارایی مصرف آب کاملاً همخوانی داشت (شکل ۳). اما بالاترین کارایی مصرف آب هر دو رقم در ساعت ۸:۰۰ بدست آمد (به ترتیب ۵/۱۳ و ۴/۷۲ میکرومول CO₂ بر میلی‌مول H₂O برای ارقام بادامی و قزوینی) و پس از آن رو به کاهش گذاشت. دیگر نقطه اوج الگوی روزانه کارایی مصرف آب در هر دو رقم بین ساعات ۱۶:۰۰ و ۱۷:۰۰ اتفاق افتاد (شکل ۳). کارایی مصرف آب رقم بادامی، از زمان شروع اندازه‌گیری‌ها (ساعت ۶:۰۰) تا ساعت ۱۲:۰۰، بالاتر از رقم قزوینی بود و در باقی ساعات روز، تفاوت محسوسی بین آنها مشاهده نشد.

عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن در هر دو رقم پسته تابعی درجه ۳ از دمای برگ بود (روابط ۱ و ۲) و این توابع، تغییرات کارایی کوانتومی فتوسنتز را در هر دو رقم بطور کامل توجیه می‌کرد:

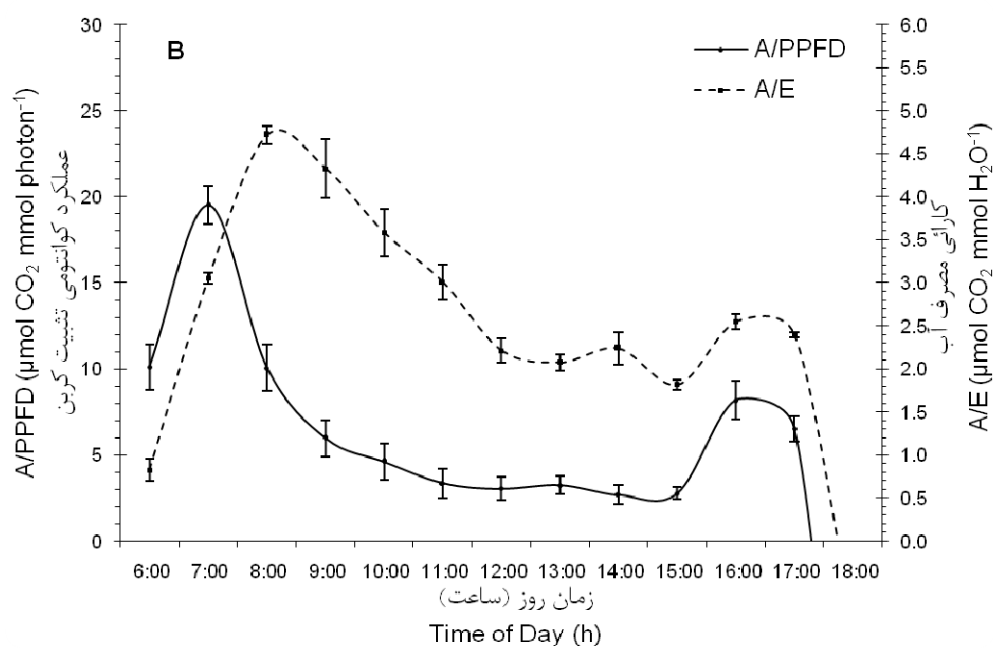
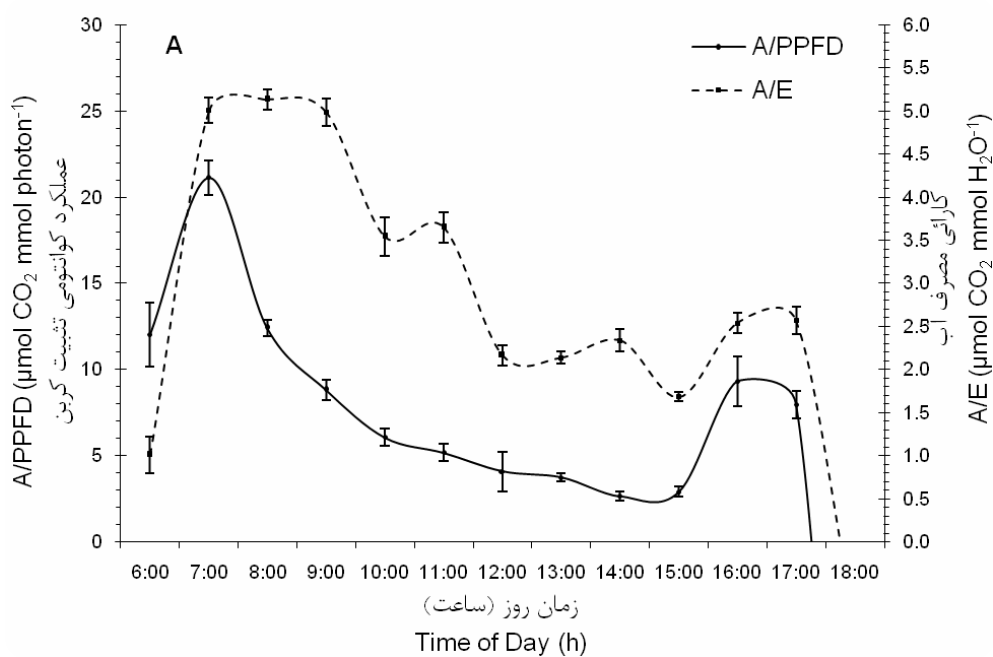
رابطه ۱):

$$\Phi_{Badami} = -194.088 + (22.754 t_B) - (0.766 t_B^2) + (0.008 t_B^3)$$

رابطه ۲):

$$\Phi_{Qazvini} = -175.355 + (19.942 t_Q) - (0.655 t_Q^2) + (0.006 t_Q^3)$$

در این روابط، $\Phi_{Qazvini}$ و Φ_{Badami} به ترتیب عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن بر حسب میکرومول CO₂ بر میلی‌مول فوتون جذب شده در سطح برگ‌های ارقام پسته بادامی و قزوینی، و t_B و t_Q ، دمای برگ (°C) ارقام



شکل ۳- تغییرات روزانه کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتوم در ارقام بادامی (A) و قزوینی (B)
 Fig. 3. Diurnal variation in WUE and quantum yield in 'Badami' (A) and 'Qazvini' (B) pistachio cultivars

و ۲). به نظر می‌رسد نقطه اشباع نوری رقم بادامی، بالاتر از رقم قزوینی باشد و این رقم ظرفیت فتوسنتزی بالاتری داشته باشد. با توجه به این که ارقام مذکور، بومی دو منطقه اکولوژیکی متفاوت هستند، بروز چنین تفاوتی، قابل توجیه است. بدون در نظر گرفتن سایر محدودیت‌ها، نرخ فتوسنتز با بالارفتن تراکم جریان فوتونی، شروع به افزایش می‌کند تا به سطح اشباع برسد. هنگامی که اشباع نوری صورت گرفت، افزایش بیشتر شدت جریان فوتونی، تأثیر زیادی روی سرعت فتوسنتز ندارد. چرا که در این شرایط، فعالیت آنزیم کلیدی تثبیت کربن (روبیسکو)، عامل محدودکننده فتوسنتز به شمار می‌رود (Taiz and Zeiger, 2002).

در شرایط کسر پایین فشار بخار، برگ‌هایی که انرژی نورانی بیشتری در صبح دریافت کرده بودند، کارائی کوانتومی بالاتری نشان دادند. در هر دو رقم پسته ارزیابی شده، عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن تابعی از دمای برگ بود (شکل ۴). از آنجا که درختان پسته، گیاهانی C_3 هستند، بازده کوانتومی تثبیت کربن در آنها با افزایش درجه حرارت، کاهش پیدا می‌کند که نشان‌دهنده تحریک تنفس نوری و صرف انرژی بیشتر برای تثبیت هر مول CO_2 خالص است. لازم به ذکر است گونه‌های گیاهی مختلف رشد یافته در محیط‌های مختلف، دماهای مطلوب متفاوتی برای فتوسنتز دارند و گیاهان یک گونه که در درجه حرارت‌های مختلف رشد یافته‌اند،

روز به وسیله محققان دیگر نیز گزارش شده است (Yan-Ping *et al.*, 2006). کاهش میان‌روز نرخ فتوسنتز خالص در بسیاری از گیاهان C_3 ، پدیده‌ای معمول محسوب می‌شود (Huang *et al.*, 2006) بدین معنی که بسته شدن روزنه‌ها در کنار بازدارندگی نوری و افزایش تنفس نوری از دلایل عمده آن برشمرده می‌شود. افت تدریجی نرخ جذب و تحلیل CO_2 پس از نقطه اوج اوایل صبح، در انگور نیز گزارش شده است (Chaumont *et al.*, 1994). در گیاهان آبیاری شده، این کاهش با نقصان هدایت روزنه‌ی نیز همراه بود (Flexas *et al.*, 1999). علت بسته شدن جزئی روزنه‌ها و متعاقب آن کاهش هدایت روزنه‌ای، به افزایش مقاومت مزوفیلی القاء شده توسط نور شدید، دمای بالا و رطوبت پایین نسبت داده شد که خود به کسر بالای فشار بخار برگ به هوا (Yan-Ping *et al.*, 2006) و کاهش پتانسیل آب برگ منتهی می‌شود. کاهش پتانسیل آب درختان زردآلوی رقم 'Sundrop' از ساعت ۶:۰۰ صبح (۰/۱ مگاپاسکال) تا ساعت ۱۵:۰۰ (۰/۵۵ مگاپاسکال)، ضمن تحت تأثیر قراردادن کسر فشار بخار برگ به هوا، فعالیت فتوسنتزی درختان مذکور را به شدت کاهش داد (Arzani, 1994).

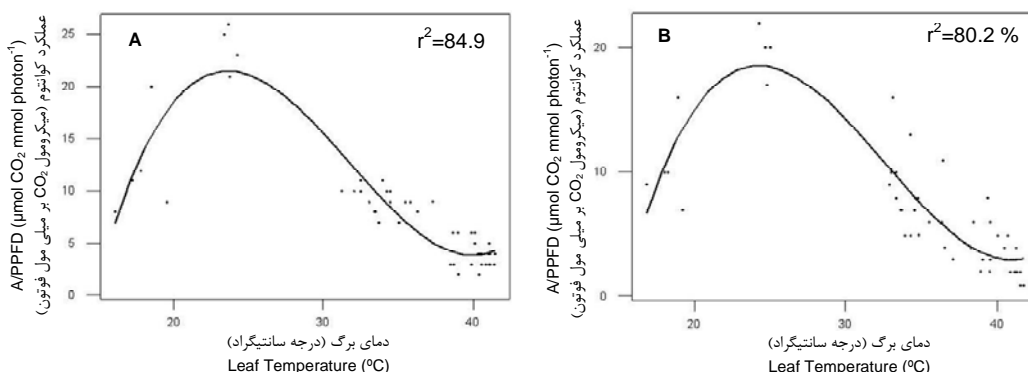
در بررسی حاضر، نرخ تثبیت کربن تا شدت جریان فوتونی ۱۵۰۰ میکرومول در رقم بادامی و ۱۱۵۰ میکرومول در رقم قزوینی افزایش یافت و پس از آن رو به کاهش گذاشت (شکل‌های ۱

دمای مطلوب فتوسنتز آنها با دمای محیطی که در آن رشد کرده‌اند، همبستگی نشان می‌دهد (Taiz and Zeiger, 2002). عملکرد کوانتومی تثبیت کربن بسته به درجه حرارت و غلظت CO_2 هوا، تغییر می‌کند. چون این دو عامل بر واکنش کربوکسیلازی و اکسیژنازی رویسکو مؤثر هستند. در شرایط ثابت غلظت CO_2 هوا، فعالیت اکسیژنازی رویسکو به موازات افزایش دمای برگ، بیش از فعالیت کربوکسیلازی آن می‌شود. با افزایش دما، میل ترکیبی رویسکو با CO_2 کاهش می‌یابد و در مقابل، تنفس نوری افزایش می‌یابد. در نتیجه هزینه تثبیت خالص CO_2 بالا می‌رود و صرف این هزینه به صورت کاهش عملکرد کوانتومی تثبیت کربن در دماهای بالا نمایان می‌شود (Taiz and Zeiger, 2002). از آنجائیکه ارقام پسته عمدتاً در مناطقی با دمای بالای هوا، و رطوبت پایین خاک و هوا رشد می‌کنند کارایی بالای اکوفیزیولوژیکی آنها به عنوان پاسخ سازگاری برای حصول به مقادیر بالای جذب و تحلیل کربن در ازای هر واحد آب از دست رفته، تلقی می‌شود (De Palma, 1998).

(Downton *et al.*, 1987). بخشی از این کاهش به دلیل کاهش نرخ‌های جذب و تحلیل CO_2 و هدایت روزنه‌ای، همراه با افزایش نسبی نرخ تعرق می‌باشد. بنابراین، محتمل‌ترین دلیل برای محدودیت‌های غیر روزنه‌ای نرخ جذب و تحلیل CO_2 در بعد از ظهر را بایستی به افزایش فعالیت اکسیژنازی رویسکو نسبت داد که در اثر افزایش دمای برگ تحریک می‌شود (Taiz and Zeiger, 2002). چنین استنباط می‌شود به دلیل بالا بودن دمای هوا و کسر فشار بخار در طول روزهای تابستان، تنش آبی نسبی بر برگ‌های ژنوتیپ‌ها و ارقام پسته اعمال می‌شود.

در شرایط این تحقیق کسر پایین فشار بخار، کنترل روزنه‌ای قدرتمندی بر کارایی مصرف آب در برگ‌های ارقام پسته بادامی و قزوینی نداشت که سطوح بالای این شاخص، بیش از آنکه نتیجه مقادیر پایین هدر رفت آب باشد، از نرخ‌های بالای تثبیت CO_2 ناشی شد.

از آنجائیکه جنس پسته (*Pistacia*)، جنسی خشکی‌زی (*Xerophytic*) محسوب می‌شود، سازگاری قابل توجهی با شرایط خشکی پیدا کرده است. وجود کرک روی برگ‌ها (Al-Saghir *et al.*, 2006) و لایه‌ای از سلول‌های اپیدرمی با دیواره نازک در هر دو سطح برگچه‌ها، از خصوصیات همه گونه‌های پسته از جمله گونه اهلی است که تنها در برخی گونه‌ها، با لایه نسبتاً ضخیمی از کوتین پوشیده شده است. در کنار این موارد، اندازه نسبتاً



شکل ۴- عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن در ارقام پسته بادامی (A) و قزوینی (B) در دماهای مختلف برگ

Fig. 4. Quantum yield in CO₂ fixation in 'Badami' (A) and 'Qazvini' (B) pistachio cultivars under different leaf temperatures

۳/۸ کیلوپاسکال و دمای برگ بالاتر از ۳۳ درجه سانتی‌گراد محدود شد (شکل ۱ و ۲). این موضوع به اثبات رسیده است که در شرایط عدم محدودیت رطوبتی خاک، عواملی همچون دمای برگ و کسر فشار بخار در کنترل هدایت روزنه‌ای مؤثر هستند (Intrieri *et al.*, 1998; Cuevas *et al.*, 2006). اثر این دو عامل بر باز شدن روزنه‌ها بیشتر در انگور نیز به اثبات رسیده، و پیشنهاد گردیده است که بهنگام افزایش کسر فشار بخار بالاتر از آستانه مشخصی، عموماً نرخ هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد. مقدار این کاهش، به رقم و البته مقدار آب خاک نیز بستگی دارد (Düring, 1987).

مقایسه تغییرات روزانه تبادلات گازی بین دو رقم بادامی و قزوینی، نشان از تفاوت پاسخ آنها به کسرهای فشار بخار و شدت‌های جریان

بزرگ روزنه‌ها و توزیع نسبتاً متعادل روزنه‌ها در سطوح بالایی و پایینی برگ‌ها در گونه اهلی پسته (Al-Saghir and Porter, 2005)، دلیلی بر عدم کنترل قدرتمند عوامل روزنه‌ای بر مصرف آب می‌باشد (De Palma, 1998). بر این اساس، کاهش کارایی مصرف آب هر دو رقم پسته بین ساعات ۹:۰۰ تا ۱۵:۰۰ را می‌توان عمدتاً به کاهش نرخ جذب و تحلیل خالص کربن نسبت داد (شکل ۳). حال آنکه دلیل اصلی افزایش کارایی مصرف آب در انگور در شرایط آبیاری، کاهش نرخ هدایت روزنه‌ای گزارش شده بود (Cuevas *et al.*, 2006).

در پژوهش حاضر، هدایت روزنه‌ای برگ‌های رقم پسته بادامی اساساً توسط کسر فشار بخار بالاتر از ۳/۵ کیلوپاسکال و دمای برگ بالاتر از ۳۲ درجه سانتی‌گراد، و در رقم قزوینی توسط کسر فشار بخار بالاتر از

روزنه‌ای در اثر بسته شدن جزئی روزنه‌ها به دلیل افزایش کسر فشار بخار برگ به هوا، و هدررفت کربن تثبیت شده به دلیل تنفس نوری ایجاد شده در اثر افزایش دمای هوا و برگ، را می‌توان به عنوان عوامل اصلی کاهش دهنده نرخ فتوسنتز خالص ژنوتیپ‌های پسته در جریان‌های فوتونی مشابه نام برد. ضمن آنکه به دلیل عدم وجود میوه روی نهال‌های آزمایشی، داده‌های حاصل از این بررسی به عنوان پایه‌ای برای ارزیابی خصوصیات اکوفیزیولوژی ارقام پسته در طول روز قابل استناد است. نتایج این ارزیابی به پیش‌بینی تغییرات تبادلات گازی برگ‌های پسته در شرایط محیطی مختلف کمک می‌کند و اطلاعات حاصله در مدیریت تاجپوشه درختان پسته قابل استفاده است.

سپاسگزاری

از مؤسسه تحقیقات پسته کشور به خاطر در اختیار قراردادن بذور ارقام پسته مورد استفاده در این پژوهش تشکر و قدردانی می‌گردد.

فوتونی فتوسنتزی داشت. رقم پسته بادامی، کارائی مصرف آب بالاتری نسبت به رقم قزوینی داشت به ویژه این تفاوت تا ساعت ۱۲:۰۰ کاملاً محسوس بود که از نرخ‌های بالاتر جذب و تحلیل کربن این رقم نشأت گرفته بود. ضمن آنکه کمتر بودن دمای برگ رقم بادامی نسبت به رقم قزوینی بویژه تا ساعت ۱۲:۰۰ را بایستی به تعرق بالاتر رقم یاد شده نسبت داد که به نوبه خود، به افزایش کارائی کوانتومی تثبیت کربن رقم بادامی در این دوره زمانی منتهی شد. در مجموع، الگوی روزانه تغییرات جذب و تحلیل CO₂ و پارامترهای وابسته نشان می‌دهد که عوامل و مکانیزم‌های روزنه‌ای را بایستی تا حدود زیادی مسئول کاهش نرخ جذب و تحلیل CO₂ در ارقام و ارقام پسته ایران دانست. هر چند که به نظر می‌رسد عوامل غیر روزنه‌ای از جمله فعالیت آنزیم رویسکو و چرخه کلوین نیز در این مهم نقش ایفا می‌کنند. به عنوان نتیجه‌گیری کلی، کاهش هدایت

References

- Al-Saghir, M. G., and Porter, D. M. 2005.** Stomatal distribution in *Pistacia* sp. (*Anacardiaceae*). International Journal of Botany 1: 183-187.
- Al-Saghir, M. G., Porter, D. M., and Nilsen, E. T. 2006.** Leaf anatomy of *Pistacia* species (*Anacardiaceae*). International Journal of Botany 6: 242-244.
- Arzani, K. 1994.** Horticultural and physiological aspects of vigor control in apricot (*Prunus armeniaca* L.) under orchard and controlled environment conditions. Ph. D. thesis, Department of Plant Science, Massey University, Palmerston North, New Zealand. pp. 335.
- Aschan, G., and Pfanz, H. 2003.** Non-foliar photosynthesis – a strategy of additional

- carbon acquisition. *Flora* 198: 81-97.
- Baninasab, B., Rahemi, M., and Kholdebarin, B. 2007.** Seasonal variations in photosynthetic activities of pistachio trees: a comparison between fruiting (on) and non-fruiting (off) trees. *International Journal of Agricultural Research* 2: 43-52
- Chaumont, M., Morot-Gaudry, J. F., and Foyer, C. H. 1994.** Seasonal and diurnal changes in photosynthesis and carbon partitioning in *Vitis vinifera* leaves in vines with and without fruit. *Journal of Experimental Botany* 45: 1235-1243
- Cuevas, E., Baez, P., and Lissarrague, J. R. 2006.** Variation in stomatal behavior and gas exchange between mid-morning and mid-afternoon of north-south oriented grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) at different levels of soil water availability. *Scientia Horticulture* 108: 173-180.
- De Palma L. 1998.** Photosynthetic characteristics of six Pistachio genotypes. *CIHEAM - Options Mediterranean* 33: 45-49.
- Downton, W. J. S., Grant, W. J. R., and Loveys, B. R. 1987.** Diurnal change in the photosynthesis of field-grown grapevine. *New Phytologist* 105, 71-80.
- Düring, H. 1987.** Stomatal responses to alteration of soil and air humidity in grapevines. *Vitis* 26: 9-18.
- Flexas, J., Escalona, J. M., and Medrano, H. 1999.** Water stress induces different levels of photosynthesis of field grown grapevines. *Plant Cell and Environment* 22: 39-48.
- Flexas, J., Gulias, J., Jonasson, S., Medrano, H., and Mus, N. 2001.** Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* 22: 33-43.
- Fotouhi Ghazvini, R., Sajadian, H., Hokmabadi, H., and Ahmad, S. 2007.** Effects of pistachio rootstocks on ecophysiological characteristics of commercial pistachio genotypes. *International Journal of Agriculture & Biology* 9: 352-354.
- Fredericksen, T. S., Steiner, K. C., Skelly, J. M., Joyce, B. J., Kolb, T. E., Kouterick, K. B., and Ferdinand, J. A. 1996.** Diurnal and seasonal patterns of leaf gas exchange and xylem water potentials of different-sized *Prunus serotina* Ehrh trees. *Forest Science* 3: 359-365.
- Greaves, A. J., and Buwalda, J. G. 1996.** Observations of diurnal decline of photosynthetic gas exchange in kiwifruit and the effect of external CO₂

- concentration. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 24: 361-369.
- Guo, J., Jermyn, W. A., and Turnbull, M. H. 2002.** Diurnal and seasonal photosynthesis in two asparagus genotypes with contrasting yield. *Crop Science* 42: 399-405.
- Huang, L. F., Zheng, J. H., Zhang, Y. Y., Hu, W. H., Ma, W. H., Zhou, Y. H., and Yu, J. Q. 2006.** Diurnal variations in gas exchange, chlorophyll fluorescence quenching and light allocation in soybean leaves: The cause for midday depression in CO₂ assimilation. *Scientia Horticulture* 110: 214–218.
- Intrieri, C., Poni, S., Rebutti, B., Magnanini, G. 1998.** Row orientation effects on whole-canopy gas exchange of potted and field-grown grapevine. *Vitis* 37: 147-154.
- Lasko, A. N. 1985.** The effects of water potential on physiological process in fruit crops. *Acta Horticulture* 171: 275-290.
- Massonnet, C., Costes, E., Rambal, S., Dreyer, E., and Regnard, J. E. 2007.** Stomatal regulation of photosynthesis in apple leaves: evidence for different water-use strategies between two cultivars. *Annals of Botany* 100: 1347–1356.
- Novello, V. 1998.** Diurnal changes of CO₂ net assimilation rate and related parameters in *Pistacia vera* L. *CIHEAM - Options Mediterranean* 33: 51-55.
- Spunda, V., Kalina, J., Urban, O., Luis, V. C., Sibisse, I., Puertolas, J., Sptova, M., and Marek, M. V. 2005.** Diurnal dynamics of photosynthetic parameters of Norway spruce trees cultivated under ambient and elevated CO₂: the reasons of midday depression in CO₂ assimilation. *Plant Science* 168: 1371-1381.
- Taiz, L., and Zeiger, E. 2002.** Photosynthesis: Physiological and ecological considerations. In: Taiz, L. and Zeiger (ed.) *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc. Pp. 171-192.
- Xue, Q., Soundararajan, M., Weiss, A., Arkebauer, T. J., and Baenziger, P. S. 2002.** Genotypic variation of gas exchange parameters and carbon isotope discrimination in winter wheat. *Journal of Plant Physiology* 159: 891–898.
- Yan-Ping, G., Mei-Jun, H., Guang-Hui, Z., De-Ping, G., Qiao-Mei, W. 2006.** Diurnal changes of gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Myrica rubra* plants. *Acta Horticulture* 769 (Abstract)
- Zafer, H., and Aksoy, U. 2007.** Seasonal and diurnal photosynthetic behaviour of fig (*Ficus carica* L.) under semi-arid climatic conditions. *Acta Agriculturae*

Scandinavica, Section B: Plant Soil Science 57: 297-306.

Zhang, D. P., Huang, C. L., Wang, X. C., and Lou, C. H. 1995. Study of diurnal changes in photosynthesis rate and quantum efficiency of grapevine leaves and their utilization in canopy management. *Acta Botanica Sinica* 37: 25-33.