اثرات تنش گرمایی تدریجی و ناگهانی بر تبادلات گازی برگ انگور رقم رطبی

محمدجواد کرمی و سعید عشقی
استادیار بخش تحقیقات تحقیقات علوم زراعی باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی فارس، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاوری، شیراز، ایران
عضو هئیت علمی بخش علوم باغبانی دانشگاه شیراز
Jkarami299@yahoo.com

چکیده:
اثرات تنش گرمایی متوسط و شدید بر تبادلات گازی انگور رقم رطبی مورد بررسی قرار گرفت. تاک‌های گلدانی این رقم به مدت هشت روز در معرض سطوح مختلف تنش گرمایی (۱- تنش‌گرمایی متوسط (۴۰ ئرجه سلسیوس) تدریجی، ۲- تنش گرمایی شدید (۵۰ درجه سلسیوس) تدریجی، ۳- تنش گرمایی متوسط آنی، ۴- تنش‌گرمایی شدید آنی و ۵- شاهد (تاک‌های بدون تنش) قرار گرفتند. بعد از پایان دوره تنش، تاک‌ها برای طی دوره بهبودی در شرایط بهینه رشد (دمای ۱±۲۸ درجه در روز و ۱±۱۶ سلسیوس در شب) قرار گرفتند. پارامترهای تبادلات گازی از قبیل نرخ فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، غلظت دی اکسید کربن محفظه روزنه، نرخ تعرق اندازه‌گیری و کارایی مصرف آب، کارایی واقعی مصرف آب و کارایی کربوکسیلاسیون بر ای روزهای اول، چهارم و هشتم تنش گرمایی و روز چهارم دوره بهبودی برآورد شدند. در مقایسه با تیمار شاهد، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، کارایی کربوکسیلاسیون، کاهش و غلظت دی اکسیدکربن محفظه روزنه افزایش یافت. افزایش گرما در همه تیمارها بجز تیمار تنش گرمایی متوسط تدریجی و شاهد موجب کاهش نرح تعرق شد. در همه تاک‌ها بعد از پایان تنش گرمایی، وقتی در شرایط بهبودی قرار گرفتند همه پارامترهای تبادلات گازی بویژه فتوسنتز به سطح نرمال برگشتند. در نهایت مشخص شد که سطح فتوسنتز و تبادلات گازی انگور رطبی در شرایط تنش گرمایی در محدوده متوسطی و تغییرات آنها در مقابل تنش گرمایی بویژه تنش گرمایی ۴۵ درجه سلسیوس زیاد نیست و می‌توان آن را به عنوان یک رقم متحمل به شرایط گرما در نظر گرفت.

واژه‌های کلیدی: فتوسنتز، تعرق، هدایت روزنه‌ای، انگور رطبی

مقدمه

پیش‌بینی می‌شود میانگین دمای کره زمین تا سال ۲۱۰۰ به مقدار ۱/۴ تا ۵ درجه سلسیوس افزایش یابد (IPCC, 2007). علاوه بر افزایش میانگین دمای سالانه، دفعات، مدت و شدت دوره‌های با درجه حرارت فوق‌العاده زیاد (تنش گرما یا امواج گرما) نیز افزایش می یابد که می‌تواند تأثیرات چشمگیر اکولوژیکی، اقتصادی و جامعه شناختی داشته باشد (IPCC, 2007; Barriopedro *et al*., 2011; Rahmstorf and Coumou, 2011). در زمینه تغییرات آب و هوایی جهانی، استرس گرمائی تا حد زیادی از طریق تأثیرات منفی بر فتوسنتز، که تصور می‌شود یکی از مهمترین حساسیت‌های عملکرد گیاه است، بر رشد و بقای گیاه تأثیر می‌گذارد (Wise *et al*., 2004; Kim and Portis, 2005).

برخی از محققان همچنین گزارش کردند که درجه حرارت مطلوب برای فتوسنتز بین ۲۵ تا ۳۵ درجه سانتی‌گراد برای برخی ارقام انگور است (Schultz, 2000). دمای بالاتر از ۳۵ درجه سانتی‌گراد به طور کلی باعث کاهش فتوسنتز در برگ‌های انگور می‌شود. دمای بسیار بالا، بیش از حدود ۴۰ درجه سانتی‌گراد، باعث کاهش شدید فتوسنتز می‌شود (Luo *et al*., 2011). بنابراین، تنش گرمایی در حال تبدیل شدن به یک محدودیت مهم در رشد انگور و کیفیت میوه است، و نیاز به تولید ارقام جدید انگور با تحمل گرما وجود دارد. بررسی آسیب گرمایی به گیاهان یا بافت‌های تحت دمای بالا گام مهمی در دستیابی به این اهداف است. با این حال، نیاز به شناسایی صفات اصلی

تحمل به گرما و ترکیب آنها در ارقام جدید دارد. برای موفقیت در چنین وظایفی، مکانیزم پاسخ انگور به تنش گرمایی باید بهتر درک شود و صفات سازگاری شناسایی شود. با توسعه گیاهان زراعی با تحمل حرارتی بهتر، می‌توان اثرات نامطلوب تنش گرمایی را کاهش داد. همچنین، درک بهتر مکانیسم واکنش تبادلات گازی انگور به دمای بالا به توسعه ارقام انگور کمک می‌کند که تحت تنش گرمایی عملکرد بهتری دارند.

اگرچه گزارش‌های زیادی در مورد تأثیر تنش گرما به فتوسنتز و تبادل گازی در برگ‌های انگور وجود دارد (Greer and Weston, 2010; Hikosaka *et al*., 2006; Hüve *et al*., 2011). هنوز در مورد رفتار تبادلات گازی انگور در شرایط تنش گرمای تدریجی اطلاعات کمی در مقایسه با تنش گرمای ناگهانی وجود دارد.

هدف از این پژوهش بررسی تأثیر تنش گرمایی شدید و متوسط در شرایط تدریجی در مقایسه با شرایط تنش گرمایی ناگهانی بر رفتار تبادلات گازی برای انگور رقم رطبی است که اخیراً در مناطق گرم ایران کاشت آن در حال توسعه است.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی فارس انجام شد. در این آزمایش از انگورهای ریشه دار ۲ ساله رقم رطبی استفاده شد. انگورهای دو ساله در گلدان‌های ۱۴ لیتری حاوی مخلوط استریل شده خاک، شن و پیت ماس (۱: ۱: ۱) قرار داشتند. پس از ۲ ماه نگهداری در هوای آزاد، قبل از انتقال به گلخانه به مدت یک هفته در زیر یک سایبان ۳۵٪ نگهداری شدند. هر هفته تا زمان شروع آزمایش محلول غذایی هوگلند به گلدان‌ها اضافه شد. سپس انگورها روزانه آبیاری می‌شدند. گیاهان به صورت تک شاخه نگهداری شدند.

تیمارهای تنش گرمایی:

۱- تنش گرمایی متوسط و تدریجی که درجه حرارت به تدریج از ۲۸ به ۴۰ درجه سلسیوس رسید (با فواصل افزایش ۲ درجه در هر روز).

۲- تنش گرمایی شدید و تدریجی که درجه حرارت به‌تدریج از ۲۸ به ۵۰ درجه سلسیوس رسید (با فواصل افزایش ۲ درجه در هر روز).

۳- تنش گرمایی متوسط و آنی که تاک‌های گلدانی بلافاصله در معرض تنش‌گرمایی ۴۰ درجه سلسیوس قرار گرفتند. ۴- تنش‌گرمایی شدید و آنی که تاک‌های گلدانی بلافاصله در معرض تنش گرمایی ۵۰ درجه سلسیوس قرار گرفتند. ۵- تاک های بدون تنش (تیمار شاهد) یعنی تاک ها در داخل گلخانه با دمای کنترل شده (دمای ۱±۲۸ درجه در روز و ۱±۱۶ سلسیوس در شب) با رطوبت نسبی ۴۰-۵۰٪ و تابش فعال فتوسنتزی در حدود ۶۰۰ میکرومول فوتون بر متر مربع بر ثانیه نگهداری شدند. در گلخانه برای تاک‌های در معرض تنش هم این شدت نور اعمال شد. تنش های گرمایی به مدت هشت روز بر روی تاک‌های مورد نظر انجام شد. البته روزهای تنش بعد از تنش تدریجی و وقتی دما به عدد مورد نظر رسید در نظر گرفته شد. به عنوان نمونه از وقتی که با افزایش ۲ درجه در هر روز، دمای ۲۸ درجه به ۵۰ درجه رسید یازده روز طول کشید اما تنش ۵۰ درجه از این زمان به بعد به طور ثابت به مدت هشت روز بر روی تاک‌ها اعمال شد. یعنی یازده روز قبل در نظر گرفته نشده است.

تیمارهای تنش هر روز از ساعت ۸:۳۰ صبح تا ۱۴:۳۰ بعد از ظهر اعمال می‌شد و بعد از آن تاک‌ها در دمای ۱±۲۸ درجه در روز و ۱±۱۶ سلسیوس در شب نگهداری شدند. بعد از پایان هشت روز دوره تنش، به منظور بهبودی تاک‌های تنش دیده، تاک‌ها به مدت چهار روز در شرایط بهینه رشد یعنی دمای ۱±۲۸ درجه در روز و ۱±۱۶ سلسیوس در شب با رطوبت نسبی ۴۰-۵۰٪ و تابش فعال فتوسنتزی در حدود ۶۰۰ میکرومول فوتون بر متر مربع بر ثانیه قرار گرفتند.

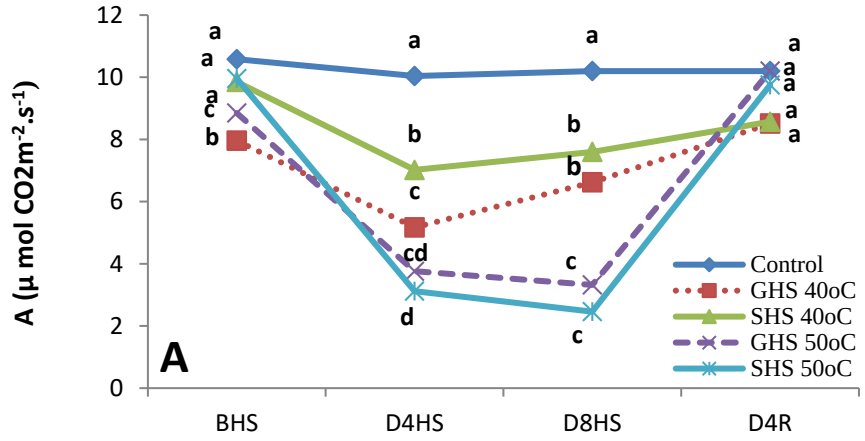
اندازه گیری تبادلات گازی

تبادلات گازی با استفاده از دستگاه فتوسنتزمتر (LCpro+, ADC BioScientific Ltd, UK) ساخت کشور انگلستان انجام شد. میزان فتوسنتز (A)، هدایت روزنه‌ای (g_s)، غلظت CO_2 محفظه روزنه (C_i) و میزان تعرق (E) اندازه‌گیری شد. کارایی مصرف آب (A/E)، کارایی کربوکسیلاسیون (A/C_i) و کارایی واقعی مصرف آب (A/gs) نیز برآورد شد. پارامترهای تبادل گازی در ساعت ۱۴:۰۰ بر روی دو برگ (۵ و ۶) هر شاخه اندازه گیری شد. تمام اندازه گیری‌ها در روز قبل از آزمایش، روز چهارم و هشتم تنش گرمایی و روز چهارم دوره بهبودی انجام شد.

آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۵ تکرار و تعداد یک تاک در هر کرت اجرا شد. بعد از تجزیه واریانس داده‌ها، میانگین‌ها با روش چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ مقایسه شدند.

نتایج و بحث

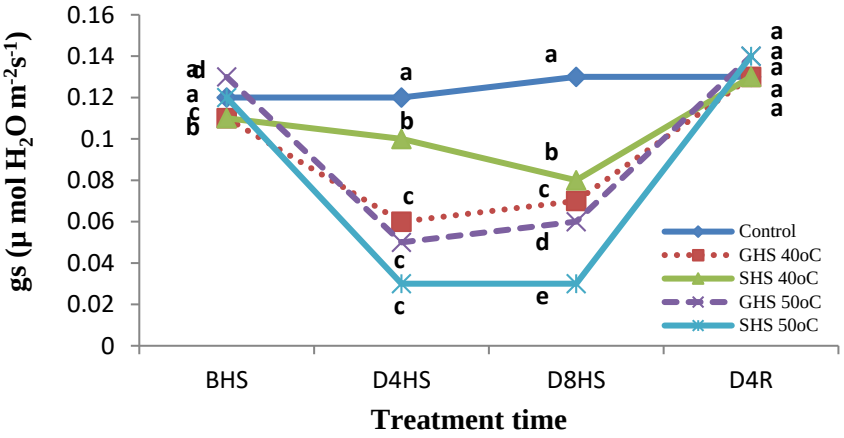
تمام تیمارهای تنش گرمایی به طور قابل توجهی بر تبادلات گازی تاک‌ها تأثیر گذاشتند. تیمارهای تنش گرمایی تدریجی و تنش گرمایی ناگهانی در هر یک از سطوح تنش در مقایسه با تاک‌های شاهد، باعث کاهش فتوسنتز (A)، کاهش هدایت روزنه‌ای (g_s)، کاهش کارایی کربوکسیلاسیون (A/C_i) و افزایش غلظت CO_2 محفظه روزنه (C_i) شدند. کاهش فتوسنتز در همه تیمارها نسبت به شاهد تا روز هشتم تنش گرمایی ادامه داشت (نمودار ۱). در میان تیمارهای تنش گرمایی، کمترین کاهش فتوسنتز در طول دوره هشت روزه تنش در تیمار تنش گرمایی آنی ۴۰ درجه و بیشترین کاهش در تیمار تنش گرمایی آنی ۵۰ درجه مشاهده شد. در تمام تیمارهای تنش گرمایی، کاهش میزان فتوسنتز ناشی از تنش گرمایی به سرعت در طی چهار روز در دوره بهبودی، به سطوح مشابه تاک‌های شاهد رسید (نمودار ۱).



نمودار ۱- اثر تیمارهای تنش گرمایی بر میزان فتوسنتز (A).

تنش گرمایی تدریجی ۴۰ درجه (40^o GHS)، تنش گرمایی آنی ۴۰ درجه (40^o SHS)، تنش گرمایی تدریجی ۵۰ درجه (50^o GHS)، تنش گرمایی آنی ۵۰ درجه (50^o SHS). قبل از تنش گرمایی (BHS)، روز چهارم تنش گرمایی (D4HS)، روز هشتم تنش گرمایی (D8HS)، روز چهارم بهبودی (D4R).

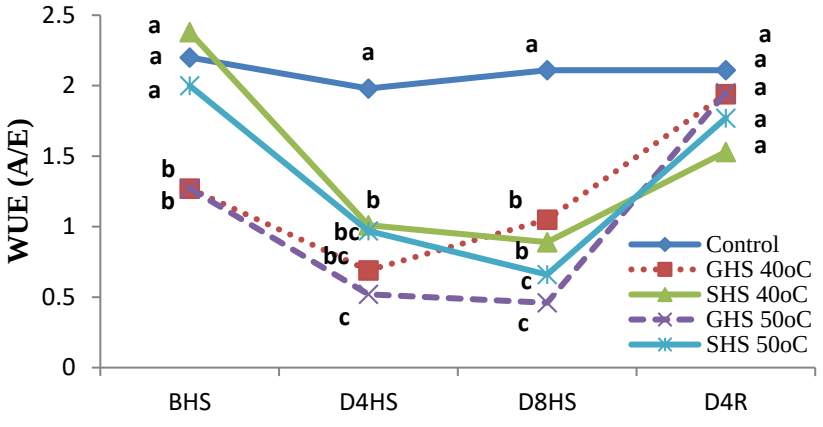
تغییرات هدایت روزنه‌ای تا حدودی همانند تغییرات در فتوسنتز بود. در میان تیمارهای تنش گرمایی بیشترین کاهش در هدایت روزنه‌ای در تیمار تنش ۵۰ درجه مشاهده شد و کاهش هدایت روزنه‌ای در تیمار تنش آنی ۵۰ درجه بیشتر از تنش تدریجی ۵۰ درجه بود. البته کاهش در هدایت روزنه‌ای در تنش گرمایی ۴۰ درجه هم مشاهده شد اما مقدار کاهش آن نسبت به تیمار ۵۰ درجه کمتر بود. اما برخلاف تنش گرمایی ۵۰ درجه، در تنش گرمایی ۴۰ درجه، کاهش هدایت روزنه‌ای در تنش تدریجی بیشتر از تنش آنی بود (نمودار ۲)



نمودار ۲- اثر تیمارهای تنش گرمایی بر میزانهدایت روزنه‌ای (g_s).

تنش گرمایی تدریجی ۴۰ درجه ($GHS\ 40^o$)، تنش گرمایی آنی ۴۰ درجه ($SHS\ 40^o$)، تنش گرمایی تدریجی ۵۰ درجه GHS (50^o)، تنش گرمایی آنی ۵۰ درجه ($SHS\ 50^o$). قبل از تنش گرمایی (BHS)، روز چهارم تنش گرمایی (D4HS)، روز هشتم تنش گرمایی (D8HS)، روز چهارم بهبودی (D4R).

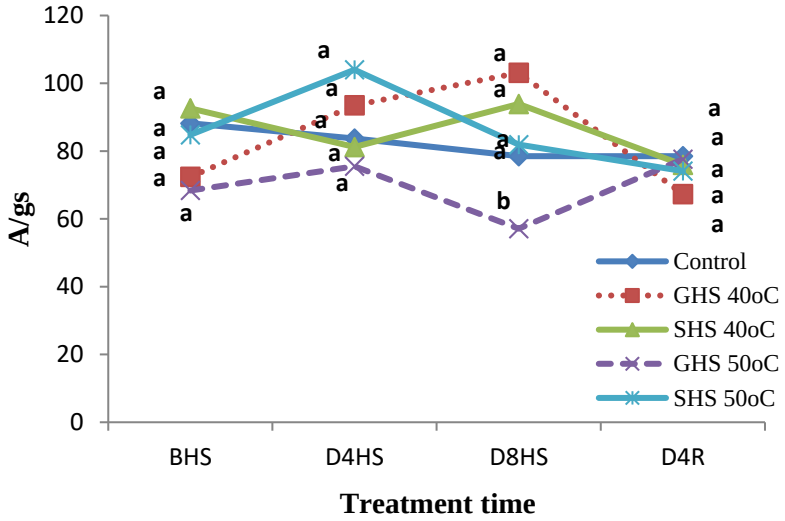
در روز چهارم آزمایش، کارایی مصرف آب (A/E) در تاک‌های قرار گرفته در معرض تیمار تنش گرمایی تدریجی ۴۰ و ۵۰ درجه کمتر از بقیه بود، کارایی مصرف آب در همه تیمارهای تنش گرمایی در مقایسه با تیمار شاهد کاهش یافت. در روز چهارم آزمایش بیشترین کاهش در تیمار تنش تدریجی ۵۰ درجه مشاهده شد که این کاهش تا روز هشتم ادامه داشت و این تیمار در روز هشتم تنش گرمایی هم کمترین کارایی مصرف آب را داشت. کمترین کارایی مصرف آب در میان تیمارهای تنش گرمایی در روز چهارم در تیمار تنش گرمایی ناگهانی ۴۰ درجه و در روز هشتم اعمال تنش‌های گرمایی در این تیمار و تیمار تنش گرمایی تدریجی ۴۰ درجه مشاهده شد. یعنی بطور کلی کاهش کارایی مصرف آب در تیمارهای تنش گرمایی ۴۰ درجه کمتر از کاهش آن در تیمارهای گرمایی ۵۰ درجه بود (نمودار ۳).



نمودار ۳- اثر تیمارهای تنش گرمایی بر کارایی مصرف آب (A/E).

تنش گرمایی تدریجی ۴۰ درجه ($GHS\ 40^o$)، تنش گرمایی آنی ۴۰ درجه ($SHS\ 40^o$)، تنش گرمایی تدریجی ۵۰ درجه GHS (50^o)، تنش گرمایی آنی ۵۰ درجه ($SHS\ 50^o$). قبل از تنش گرمایی (BHS)، دوز چهارم تنش گرمایی (D4HS)، روز هشتم تنش گرمایی (D8HS)، روز چهارم رکاوری (D4R).

در طول دوره آزمایش تیمارهای تنش گرمایی بر A/g_s اثر داشت. در روز چهارم اعمال تنش‌ها، این تغییرات در تیمارهای آزمایشی معنی دار نبود اما در روز هشتم کمترین میزان A/g_s در تاک‌های تیمار تنش تدریجی ۵۰ درجه (GHS 50^{oc}) مشاهده شد، اما A/g_s برای سایر تیمارها در یک سطح بود و اختلاف معنی داری بین آنها مشاهده نشد. (نمودار ۴).



نمودار ۴- اثر تیمارهای تنش گرمایی بر کارایی مصرف آب (A/gs).

تنش گرمایی تدریجی ۴۰ درجه (GHS 40^o)، تنش گرمایی آنی ۴۰ درجه (SHS 40^o)، تنش گرمایی تدریجی ۵۰ درجه (GHS 50^o)، تنش گرمایی آنی ۵۰ درجه (SHS 50^o). قبل از تنش گرمایی (BHS)، دوز چهارم تنش گرمایی (D4HS)، روز هشتم تنش گرمایی (D8HS)، روز چهارم بهبودی (D4R).

میزان کاهش هدایت روزنه‌ای در اثر گرما نشان می‌دهد که بسته شدن روزنه‌ها نمی‌تواند تنها عامل کاهش فتوسنتز ناشی از گرما باشد. محدودیت‌های غیر روزنه‌ای نیز می‌تواند در این مورد نقش داشته باشد. به عبارت دیگر به نظر می‌رسد که بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش گرمایی، پاسخی به کاهش فتوسنتز ناشی از تنش گرمایی باشد تا اینکه خود بسته شدن روزنه‌ها عامل کاهش فتوسنتز باشند (Keller, 2010). محدودیت‌های غیر روزنه‌ای از دیگر عوامل مؤثر در کاهش فتوسنتز در شرایط تنش گرمایی است به این ترتیب که گرمای بالای ۴۰ درجه سلسیوس به دلیل آسیب رساندن به یکپارچگی عملگرای ماشین فتوسنتزی در کلروپلاست موجب کاهش شدید فتوسنتز می‌شود (Zsofi et al., 2009). گزارش شده است که در بعضی از موارد تیمار تنش گرمایی ۳۵ درجه سلسیوس اثر معنی‌دار بر فتوسنتز ندارد و کاهش فتوسنتز در برگ‌های انگور قرار گرفته در معرض تنش خیلی شدید۴۰ یا ۴۵ درجه اتفاق می‌افتد (Luo et al, 2011). که با نتایج این پژوهش همخوانی دارد. کاهش هدایت روزنه‌ای به علت بسته شدن روزنه‌ها از یکطرف و بالا بودن تعرق از طرف دیگر در تضاد هستند. البته گزارش شده است در درجه‌حرارت‌های پایین تر از ۱۰ درجه و بالاتر از ۴۰ درجه سلسیوس همزمان با کاهش تبدیل دی اکسید کربن به هیدرات کربن مقدار تعرق افزایش می‌یابد (Keller, 2010). این موضوع با کاهش فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای و افزایش تعرق در این پژوهش تأیید شد

منابع

Greer, D. H., Weston, C. 2010: Heat stress affects flowering, berry growth, sugar accumulation and photosynthesis of Vitis vinifera cv. ‘Semillon’ grapevines grown in a controlled environment. Functional Plant Biology, 37: 206–214.

Hikosaka, K., Ishikawa, K., Borjigidal, A., Muller; O., Onoda, Y. 2006. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. Journal of Experimental Botany, 57:291–302.
Hüve, K., Bichele, I., Rasulov, B., Ninemets, U. 2011. When is it too hot for photosynthesis: heat induced instability of photosynthesis in relation to respiratory burst, cell permeability changes and H2O2 formation. Plant, Cell and Environment, 34: 113–126.
IPCC. 2007. Climate Change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
Keller, M. (2010). The science of grapevine: anatomy and physiology. Published by Elsevier Inc. UK.
Kim, K., Portis, R. 2005. Temperature dependence of photosynthesis in Arabidopsis plants with modifications in Rubisco activase and membrane fluidity. Plant & Cell Physiology, 46: 522-530.
Luo, H.B., Ling, M., Xi, H.F., Duan, W., LI, S.H., Loescher, W., Wang, J.F. 2011. Photosynthetic responses to heat treatments at different temperatures and following recovery in grapevine (*Vitis amurensis* L.) leaves. PLos ONE, 6: 23-33.
Rahmstorf, R., Coumou, D. 2011. An increase of extreme events in a warming world. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 108: 17905–17909.
Schultz, H.R. 2000. Climate change and viticulture: A European perspective on climatology, carbon dioxide and UV-B effects. Australian Journal of Grape Wine Research. 6, 2–12.
Wise, P.R., Olson, A.J., Schrader, S.M., Sharkey, T.D. 2004. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. Plant, Cell and Environment, 27: 717–724.
Zsofi, Z., Varadi, G., Balo, B., Marschall, M., Nagy, Z., Dulai, S. (2009). Heat Acclimation of grapevine leaf photosynthesis: mezo-and macroclimatic aspects. Functional Plant Biology, 36(4), 310-322.

Leaf gas exchange in Rotabi grape cultivar under gradual and sudden heat stress conditions

M. J. Karami[1,] and S. Eshghi[2]

[1*] Horticulture Crops Research Department, Fars Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Shiraz, Iran,

[2)] Professor Department of Horticultural Science, Faculty of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran

**Corresponding Author:* jkarami299@yahoo.com

Abstract

The effects of moderate and high heat stress on gas exchanges of Rotabi grape cultivar were investigated. Potted vines of this cultivar were exposed to different levels of heat stress for eight days. 1- gradual heat stress 40^{oc} 2- Gradual heat stress 50^{oc} 3- Sudden heat stress 40^{oc} 4- Sudden heat stress 50^{oc} 5- Non-stress vines (control). After the end of the stress period, the vines were placed in optimal growth conditions (28±1° and 16±1 Day/Night) for recovery. Gas exchange parameters photosynthetic rate (A), stomatal conductance (g_s), sub-stomatal CO_2 concentration, (C_i) and transpiration rate (E) were measured and transpiration efficiency (A/E), intrinsic transpiration efficiency (A/g_s) and carboxylate efficiency (A/C_i) were estimated four times at 0, 4, 8 days after of heat stress and four days after recovery. The results showed that both gradual and sudden heat stress treatments decreased A, gs, A/Ci and increased Ci and A/gs. Increased heat in all treatments except gradual heat stress 40^{oc} treatment reduced E. In all vines, after the end of heat stress, when they were in recovery conditions, all parameters of gas exchange, especially photosynthesis, returned to normal Finally, it was found that the level of photosynthesis and gas exchange of Rotabi grape cultivar in heat stress conditions is in the moderate range and their changes against heat stress, especially heat stress of 40oc is not high and it can be considered as a cultivar tolerant to heat stress conditions.

Keywords: Photosynthesis, Transpiration, Stomatal conductance, Grape cultivar.