زیست‌شناسی گیاهی ایران، سال ششم، شماره بیست و یکم، پاییز ۱۳۹۳، صفحه ۵۳-۷۰
تاریخ دریافت مقاله: ۱۳۹۱/۰۹/۰۱
تاریخ بررسی مجدد: ۱۳۹۱/۱۲/۱۹
تاریخ بررسی مجدد: ۱۳۹۳/۰۱/۲۶
تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۳/۰۳/۰۵

تفاوت در جذب و بهره‌وری فسفر در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* Mill.)

رقیه حاجی بلند *، شیوا آقازاده و الناز رادپور
گروه زیست‌شناسی گیاهی، دانشکده علوم طبیعی، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران

چکیده

کمبود فسفر یکی از بیماری‌های تغذیه‌ای رایج در گیاهان زراعی و باغی است. گونه‌ها و ژنوتیپ‌های مختلف از نظر تحمل کمبود از یکدیگر متفاوتند. در پژوهش حاضر، آثار کمبود فسفر در یک رقم بومی (پیاذر) و یک رقم وارداتی (بهتا) گیاه گوجه‌فرنگی به منظور بررسی سازوکارهای تفاوت بین رقمی نسبت به کمبود فسفر در محیط هیدروپونیک مطالعه شده است. کمبود فسفر موجب کاهش وزن خشک اندام هوایی و ریشه شد که این کاهش در رقم بهتا بیش از پیاذر بود. غلظت رنگیزه‌های برگ، شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل و نیز تثبیت دی اکسید کربن در رقم بهتا بیش از پیاذر تحت تأثیر کمبود فسفر قرار گرفت. کمبود فسفر موجب افزایش غلظت قندهای محلول، نشاسته و آمینو اسیدهای آزاد گردید اما غلظت پروتئین کاهش پیدا کرد. غلظت فسفر در شرایط کمبود در هر دو رقم کاهش یافت و در گیاهان دچار کمبود، فسفر بیشتری در رقم پیاذر به برگ و در رقم بهتا به ساقه اختصاص پیدا کرد. غلظت فسفر برگ‌های مسن طی دوره رشد ۵۸-۶۷ درصد کاهش یافت اما در برگ‌های جوان‌تر ۲۲۰-۳۵۰ درصد افزایش پیدا نمود که دال بر بازانتقالی فسفر از برگ‌های مسن به برگ‌های جوان بود. تفاوت‌های بین رقمی از نظر شدت بازانتقالی مشاهده نگردید اما در شرایط کمبود فسفر شدت بازانتقالی بیشتر بود. نتایج این پژوهش نشان داد که تفاوت در تحمل کمبود فسفر بین این دو رقم هم به تفاوت در جذب و هم به تفاوت در بهره‌وری فسفر مربوط است.

واژه های کلیدی: فتوسنتز، قندهای غیرساختاری، کارآیی بهره‌وری، کارآیی جذب، کمبود فسفر، گوجه‌فرنگی

مقدمه

فسفر یکی از عناصر پُر مصرف غذایی است که نقش‌های متعدد ساختاری و کاتالیتیکی در گیاهان دارد. این عنصر در ساختمان نوکلئیک اسیدها و فسفولیپیدها شرکت می‌کند، بخش مهمی از مولکول هایی همچون ATP و کوآنزیم‌ها است و با تشکیل استر با ترکیباتی نظیر قندها، ایجاد مولکول های واکنشگر می‌نماید و در نتیجه در متابولیسم انرژی نقش کلیدی دارد (Hawkesford *et al*., 2012).

علیرغم نیاز گیاهان به فسفر در محدوده عناصر پُر

*نویسنده مسؤول: نشانی پست الکترونیک: ehsan@tabrizu.ac.ir، شماره تماس: ۰۴۱۳۳۳۹۲۷۱۹

مصرف، مقدار قابل دسترس آن در خاک‌های مختلف معمولاً پایین است. در بسیاری از مواقع ممکن است در مقدار کل فسفر خاک در محدوده ریشه کمبودی نباشد، اما به دلیل اتصال بخش مهمی از این عنصر به ترکیبات آلی و معدنی خاک، فراهمی زیستی آن برای گیاهان افت می‌کند (Vance *et al*., 2003). به دلیل کم بودن فراهمی فسفر خاک، این عنصر معمولاً عامل محدود کننده رشد گیاهان است و کمبود آن از کمبودهای رایج تغذیه‌ای در گیاهان زراعی است (Raghothama and Karthikeyan, 2005).

کمبود فسفر موجب اختلال در رشد گیاه می‌شود و جنبه‌های مختلف متابولیسم آن را تحت تأثیر قرار می‌دهد. مهم‌ترین عارضه کمبود فسفر کاهش گسترش سلول، جلوگیری از رشد برگ ها و کوتاهی قد گیاهان است. کمبود فسفر موجب کاهش هدایت هیدرولیک ریشه می‌شود در نتیجه، در دسترس نبودن آب کافی برای گسترش سلول‌ها در اندام هوایی موجب کوچک ماندن برگ ها و جلوگیری از رشد اندام هوایی است (Hawkesford *et al*., 2012). به دلیل اختلال عمومی در متابولیسم انرژی، تثبیت دی‌اکسیدکربن نیز کاهش می‌یابد. البته کمبود فسفر به دلیل نقش آن در تغییر و تبدیلات انرژی‌زا همزمان موجب کاهش مصرف قندها می‌شود و بنابراین علیرغم افت فتوسنتز، انباشتگی فرآورده های فتوسنتزی از دیگر عوارض کمبود این عنصر در گیاهان است (Hawkesford *et al*., 2012).

گیاهان از نظر تحمل کمبود عناصر غذایی با یکدیگر متفاوتند. گونه‌ها و ژنوتیپ‌هایی که در شرایط کمبود عنصر معینی رشد می‌کنند و کاهش عملکرد کمتری در مقایسه با سایر گونه‌ها و ژنوتیپ‌ها نشان می‌دهند نسبت به آن عنصر کارآتر محسوب می‌شوند. در گونه ها، ژنوتیپ ها یا ارقامی که کارآیی فسفر بالاتری دارند، ممکن است جذب از خاک با کارآیی بیشتری صورت گیرد، که به کارآیی جذب (uptake efficiency) موسوم است یا توان بهره وری بیشتری از فسفر جذب شده در بافت‌های گیاه وجود داشته باشد که کارآیی بهره‌وری (utilization efficiency) نامیده می‌شود (Narang *et al*., 2000؛ Akhtar *et al*., 2007). کارآیی در جذب فسفر به توسعه بیشتر ریشه ها، آزادسازی ترکیبات مختلف از ریشه برای انحلال فسفات نامحلول یا کارکرد مؤثرتر ناقلان جذب فسفات مربوط است. کارآیی بهره‌وری فسفر می‌تواند به اختصاص یافتن بیشتر فسفر به فعالیت‌های متابولیسمی به جای ذخیره، تخصیص بیشتر فسفر در شرایط کمبود به اندام‌های فتوسنتزی (به جای اندام‌های ذخیره‌ای) و نیز بازچرخش فسفر از برگ‌های مسن به برگ‌های در حال رشد مربوط باشد (Marschner *et al*., 1997؛ Rose *et al*., 2011). هر ساله مقادیر زیادی کودهای فسفر در خاک‌های زراعی سراسر جهان برای جبران خروج این عنصر طی برداشت محصول مصرف می‌شود. علاوه بر هزینه بالای این کودها، بخش قابل توجهی از آن در خاک پیش از جذب توسط گیاه غیر فعال و تثبیت می‌گردد یا توسط باران یا طی آبیاری شسته شده، وارد آب‌های زهکشی و سطحی گردیده، موجب بروز مشکلاتی از جمله پُر غذایی (eutrophication) در دریاچه‌ها و دریاها می‌شود. پُر غذایی موجب رشد بی‌رویه جلبک‌ها و گیاهان آبزی می‌شود و سبب به هم خوردن تعادل اکوسیستم‌های آنها می‌شود (Vance *et al*., 2003).

یکی از مناسب‌ترین راهکارها برای کاهش مصرف کودها، استفاده از ارقامی از گونه های زراعی با کارآیی بیشتر فسفر است. بنابراین، شناسایی ارقام کارآی فسفر و ترویج استفاده از آنها می تواند گامی مهم در جهت کشاورزی پایدار، با هدف حفظ محیط زیست و افزایش تولیدات کشاورزی قلمداد شود (Grotz and Guerinot, 2002).

گیاه گوجه فرنگی گونه‌ای اقتصادی است و تولید آن به صورت مزرعه‌ای و گلخانه‌ای در کشور رواج دارد. ارقام مختلفی از این گونه در ایران کشت می‌شود که تعدادی از آنها محلی و برخی دیگر وارداتی است. ارقام وارداتی عمدتاً به دلیل پُر محصول بودن، زودرس بودن یا کیفیت میوه بر ارقام محلی ترجیح دارند اما تحمل آنها در برابر تنش‌های مختلف از جمله شوری و کمبودهای تغذیه‌ای کمتر از ارقام محلی است. در پژوهش حاضر تأثیر کمبود فسفر در دو رقم گیاه گوجه فرنگی شامل یک رقم بومی و یک رقم وارداتی بررسی شده و کارآیی جذب و بهره وری فسفر در آنها مطالعه شده است. به غیر از مطالعه پیشین نگارندگان که نشان داده است این دو رقم از نظر تحمل شوری از یکدیگر متمایز هستند (Hajiboland *et al.*, 2010) اطلاعات دیگری در مورد تفاوت بین این دو رقم وجود ندارد. بنابراین، هدف از پژوهش حاضر علاوه بر معرفی رقمی با کارآیی بیشتر نسبت به فسفر، بررسی سازوکارهای تفاوت در کارآیی فسفر بین دو رقم مورد بررسی بوده است.

مواد و روش‌ها

کشت گیاهان و تیمارها: دو رقم گیاه گوجه فرنگی (*Solanum lycopersum* L.) شامل رقم وارداتی و تجاری بهتا و رقم محلی پیاذر به ترتیب از فروشندگان بذر و کشاورزان محلی تهیه شد. پس از انتخاب بذرهای سالم و یکنواخت، با استفاده از هیپوکلریت سدیم تجاری (۱۰ درصد) ضدعفونی سطحی شدند و پس از شستشو با آب مقطر به تشتک‌های حاوی پرلیت شسته شده و مرطوب برای جوانه‌زنی در تاریکی منتقل شدند. دانه‌رُست‌های سه روزه با روشنایی منتقل شدند و دانه‌رُست‌های هفت روزه با دو برگ لپه‌ای و توسعه یافته به محیط کشت هیدروپونیک (Hoagland and Arnon, 1950) با اسیدیته ۵/۸ منتقل و رشد داده شدند. در هر گلدان ۲/۲ لیتری یک گیاه کاشته شد. ترکیب محلول غذایی برای عناصر پُر مصرف (میلی‌مولار) ۶ KNO_3، ۴ $Ca(NO_3)_2.4H_2O$، ۰/۲۵ $NH_4H_2PO_4$، ۱/۰ $MgSO_4.7H_2O$ و برای عناصر کم مصرف (میکرومولار) ۵۰ KCl، ۲۵ H_3BO_3، ۲ $MnSO_4.H_2O$، ۲ $ZnSO_4.7H_2O$، ۰/۵ $CuSO_4.H_2O$، ۲۰ Fe-EDTA، ۰/۵ H_2MoO_4 در نظر گرفته شد. محلول‌های غذایی به طور مداوم هوادهی شد و هر سه روز یک بار تعویض شدند و اسیدیته آنها به طور روزانه تنظیم گردید. گیاهان پس از یک هفته پیش کشت در محلول غذایی کامل، با دو سطح از غلظت فسفر در محیط شامل کفایت (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر تیمار شدند. جبران ازت آمونیومی حذف شده در محیط کمبود، با افزودن NH_4Cl انجام شد. دو سطح کفایت و کمبود فسفر برای گیاهان مورد نظر در یک پیش آزمایش تعیین شد که در آن گیاهان به مدت شش هفته در چهار سطح ۱، ۰/۲۵، ۰/۱ و ۰/۰۵ میلی‌مولار $NH_4H_2PO_4$ به عنوان تیمار رشد داده شدند و با توجه به وزن خشک اندام هوایی، سطح ۰/۲۵ به عنوان بهینه و سطح ۰/۰۵ به عنوان کمبود مشخص شد. گیاهان در

شرایط گلخانه با دوره روشنایی ۱۶ ساعت/۸ ساعت، رطوبت ۴۰ درصد/۳۰ درصد و دمای ۲۸ درجه سانتیگراد/ ۱۹ درجه سانتیگراد (به ترتیب در دوره روشنایی/تاریکی) و شدت نور ۴۰۰ میکرومول بر متر مربع بر ثانیه رشد داده شدند. شش هفته پس از آغاز تیمار، گیاهان برداشت شدند.

برای تعیین وزن خشک، نمونه ها در دمای ۷۰ درجه سانتیگراد به مدت ۴۸ ساعت خشک شدند؛ سپس، وزن آنها تعیین گردید. سنجش شاخص های فلوئورسانس کلروفیل و تبادل گاز روی سومین برگ جوان و پیش از برداشت و توزین گیاهان انجام شد و سنجش رنگیزه‌ها و متابولیت‌ها روی نمونه های تازه برداشت شده یا نگهداری شده در ازت مایع انجام گردید.

سنجش شاخص های فلوئورسانس کلروفیل و شاخص های تبادل گاز: برای تعیین فلوئورسانس کلروفیل، از دستگاه فلوئورسانس‌سنج (مدل OS1-FL، شرکت OPTI-Sciences، انگلستان) استفاده گردید. شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل در برگ‌های سازش‌یافته با تاریکی شامل: F_0 (فلوئورسانس پایه) و F_m (فلوئورسانس بیشینه) و شاخص‌های فوق در برگ های سازش‌یافته با روشنایی شامل: F_t (شدت فلوئورسانس پایه) و F_{ms} (شدت فلوئورسانس بیشینه) اندازه گیری شد. محاسبات لازم برای به دست آوردن سایر شاخص ها از جمله نسبت فلوئورسانس متغیر به پایه (F_v/F_0)، کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m)، کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m)، خاموش شدگی فتوشیمیایی (q_P) و غیر فتوشیمیایی (q_{NP}) انجام گردید (Oxborough, 2004). برای اندازه‌گیری شاخص‌های مختلف تبادل گاز فتوسنتزی از دستگاه تبادل گاز (مدل LCA_4، شرکت ADC، انگلستان) استفاده شد. شاخص‌های اندازه‌گیری شده شامل شدت فتوسنتز (A) بر حسب میکرومول بر متر مربع بر ثانیه، تعرق (E) بر حسب میلی‌مول بر متر مربع بر ثانیه و هدایت روزنه‌ای (گشودگی روزنه‌ها) (g_s) بر حسب مول بر متر مربع بر ثانیه بود.

سنجش رنگیزه های برگ: برای سنجش مقدار رنگیزه‌ها، نمونه‌های گیاهی پس از شستشو با آب دوبار تقطیر روی کاغذ صافی خشک شدند. پس از اندازه‌گیری وزن تر (تقریباً ۲۰۰ میلی‌گرم)، نمونه‌ها درون ورقه آلومینیومی قرار گرفته و در ازت مایع تا زمان سنجش نگهداری شدند. استخراج ماده مورد نظر با استفاده از حلال مربوط روی یخ و با هاون چینی سرد انجام شد. غلظت کلروفیل و کاروتنوئیدها توسط اسپکتروفتومتر (مدل Specord، شرکت Analytik Jena، آلمان)، پس از ۲۴ ساعت استخراج در استون ۱۰۰ درصد تعیین شد. جذب در طول موج‌های ۶۶۲، ۶۴۵ و ۶۶۲ و ۴۷۰ نانومتر اندازه‌گیری شده، غلظت کلروفیل‌های a و b و کاروتنوئیدها طبق فرمول‌های مربوطه محاسبه شد (Lichtenthaler and Wellburn, 1985). برای سنجش فلاونوئیدها نمونه های برگ در متانول حاوی آلومینیوم کلرید ۲ درصد استخراج شده و پس از سانتریفیوژ (مدل R۵۴۱۵، شرکت Eppendorf، آلمان) با ۵۰۰۰ دور در دقیقه، روشناور برداشت و جذب آن در طول موج ۴۱۵ نانومتر ثبت شد. از غلظت‌های مختلف کوئرستین (صفر تا ۱۶ میلی‌گرم در لیتر) به عنوان استاندارد استفاده گردید و مقدار فلاونوئیدها بر اساس میلی‌گرم کوئرستین در گرم وزن تر محاسبه شد (Sarikurkcu *et al.*, 2008). برای سنجش آنتوسیانین، عصاره حاصل از استخراج در حلال متانول: هیدروکلریک اسید (۹۸ : ۲ حجمی:حجمی) به مدت ۲۰

دقیقه با نیروی g۱۰۰۰ سانتریفیوژ گردید. ۰/۵ میلی‌لیتر از محلول روشناور با ۴۹/۵ میلی‌لیتر از بافر یک میلی‌مولار MES (۲(ان-مورفولینو) اتانوسولفونیک اسید با اسیدیته‌های ۱ و ۴/۵ در بالن ژوژه‌های ۵۰ میلی‌لیتری ریخته شد، پس از ۳۰ دقیقه جذب در ۵۱۰ نانومتر اندازه‌گیری گردید. مقدار آنتوسیانین بر اساس بر اساس میلی‌گرم سیانیدین-۳-گلوکوزید در گرم وزن تر گزارش شد (Plessi *et al*., 2007).

سنجش قندهای محلول و نشاسته: برای استخراج عصاره گیاهی جهت سنجش کربوهیدرات‌ها از بافر فسفات پتاسیم ۱۰۰ میلی مولار (pH=۷/۵) استفاده شد. محلول روشناور برای سنجش قند محلول کل با استفاده از معرف آنترون-سولفوریک اسید و رسوب حاصل برای سنجش نشاسته با استفاده از معرف یدین-هیدروکلریک اسید استفاده شد. معرف آنترون-سولفوریک اسید و عصاره گیاهی (روشناور) با نسبت ۵:۱ در لوله‌های آزمایش شیشه‌ای ریخته شد و به مدت ۱۰ دقیقه در دمای ۱۰۰ درجه سانتیگراد در حمام آب گرم قرار گرفت. پس از سرد شدن جذب در ۶۵۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. برای تهیه محلول‌های استاندارد از غلظت‌های ۰ تا ۲۰ میلی‌گرم گلوکز (شرکت Merck) استفاده شد و نتایج بر حسب میکروگرم (معادل) گلوکز در گرم وزن تر بیان شد. رسوب حاصل از مرحله استخراج، در دی متیل سولفوکسید: هیدروکلریک اسید ۸ نرمال (V/V ۱:۴) حل شد و با نیروی g۱۲۰۰۰ به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفیوژ گردید. معرف یدین، عصاره گیاهی و آب مقطر به نسبت ۱:۱:۵ در سل شیشه‌ای ریخته شد و پس از ۱۵ دقیقه در دمای اتاق جذب نمونه‌ها در ۶۰۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. نتایج بر حسب میلی‌گرم در گرم وزن تر ارایه گردید. برای تهیه محلول‌های استاندارد از غلظت‌های ۰ تا ۱۰ میلی‌گرم نشاسته (شرکت Merck) استفاده شد (Magné *et al*., 2006).

سنجش آمینو اسیدهای آزاد و پروتئین محلول: برای سنجش غلظت کل آمینو اسیدهای آزاد، نمونه‌ها در بافر فسفات ۵۰ میلی مولار (pH=۶/۸) همگن و استخراج شده و پس از سانتریفیوژ روی نمونه‌های روشناور معرف نین هیدرین (محلول ۱:۵ رقیق شده از ۳۵۰ میلی‌گرم نین هیدرین در ۱۰۰ میلی‌لیتر اتانول) اضافه گردید و ۴ تا ۷ دقیقه در دمای ۷۰-۱۰۰ درجه سانتیگراد در حمام آب قرار گرفت. پس از سرد شدن در حمام آب سرد، جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۷۰ نانومتر ثبت شد. از غلظت‌های مختلف گلیسین برای ترسیم منحنی استاندارد استفاده گردید (Hwang and Ederer, 1975). غلظت پروتئین کل با روش Bradford (۱۹۷۶) و با استفاده از سرم آلبومین گاوی (شرکت Merck) به عنوان استاندارد و معرف تجاری بردفورد (شرکت Sigma) سنجش گردید.

سنجش فسفر: ابتدا نمونه‌های خشک گیاهی در کروزه‌های چینی و روی صفحه حرارتی قرار داده شد و به منظور هضم مرطوب، نیتریک اسید و سولفوریک اسید غلیظ با نسبت برابر روی آنها ریخته شد و در دمای ۲۰۰ درجه سانتیگراد قرار گرفتند. پس از کامل شدن عمل هضم، نمونه‌ها با آب دوبار تقطیر به حجم ۲۵ میلی‌لیتر رسانده شد. سنجش فسفر با استفاده از معرف زرد رنگ آمونیوم-وانادات-مولیبدات انجام شد. پس از افزودن معرف به عصاره حاصل از نمونه‌ها، ده دقیقه بعد واکنش رنگی کامل شده و جذب در ۴۷۰ نانومتر ثبت گردید. منحنی استاندارد از صفر تا ۱۵ میلی‌گرم در لیتر فسفر تهیه شد (Jaiswal, 2004).

آزمایش بازانتقالی: در پژوهش حاضر با استفاده از روش برداشت‌های مکرر برگ‌های با سن معین، تغییرات در غلظت فسفر طی زمان بررسی شده و هر نوع کاهش به بازانتقالی (retranslocation) این عنصر به سمت برگ‌های جوان‌تر نسبت داده شد (Hajiboland and Farhanghi, 2010). گیاهان ابتدا در محیط پیش کشت (حاوی فسفر در محدوده کمبود، ۰/۰۵ میلی‌مولار) به مدت دو هفته رشد داده شده و سپس ریشه‌ها در محلول غذایی حاوی ۰/۲۵ میلی مولار فسفر به مدت ۲۴ ساعت بارگیری شدند. پس از شستشوی ریشه‌ها با سولفات کلسیم ۰/۰۵ میلی مولار و تعویض اسفنج‌های نگهدارنده، گیاهان به محیط بازانتقالی شامل دو غلظت کفایت (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر منتقل و رشد داده شدند. برداشت اول بلافاصله پس از شستشوی ریشه‌ها (پس از مرحله بارگیری) و برداشت‌های بعدی با ظهور و توسعه یک برگ جدید (در مجموع شش برداشت طی ۶ هفته) انجام شد. برگ‌ها به صورت ثابت و با در نظر گرفتن سن آنها شماره‌گذاری شدند، به نحوی که برگ‌های قاعده‌ای گیاه یعنی مسن‌ترین برگ‌ها به عنوان برگ‌های اول و دوم شماره‌گذاری شده و برگ‌های جوان‌تر شماره‌های بالاتری گرفتند. مقایسه غلظت فسفر بین برگ‌های با شماره‌های یکسان که در برداشت‌های متوالی نمونه برداری و سنجش شده بودند، انجام گرفت و به منظور سهولت ارایه نتایج، داده‌های مربوط به غلظت فسفر در برگ‌ها به صورت دو به دو با هم جمع و گزارش شدند (Hajiboland and Farhanghi, 2010).

محاسبه اجزای مختلف کارآیی: کارآیی نسبت به فسفر (PE, P efficiency)، کارآیی جذب فسفر (PAE, P acquisition efficiency) و کارآیی بهره‌وری فسفر (PUE, P utilization efficiency) با فرمول‌های زیر محاسبه گردید (Akhtar *et al*., 2008):

$$PUE=\frac{\text{وزن خشک اندام هوایی}}{\text{مقدار فسفر کل گیاه}}$$

$$PAE=\frac{\text{مقدار فسفر کل گیاه در کمبود فسفر}}{\text{مقدار فسفر کل گیاه در کفایت فسفر}}$$

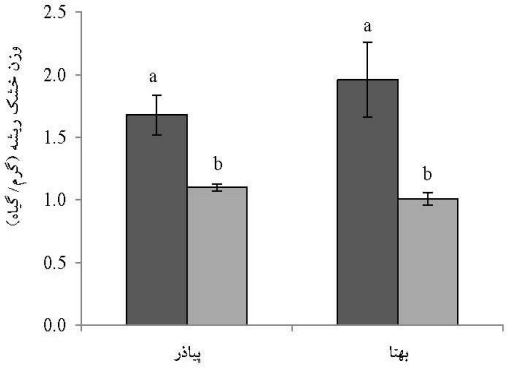
$$PE=\frac{\text{وزن خشک اندام هوایی در کمبود فسفر}}{\text{وزن خشک اندام هوایی در کفایت فسفر}}$$

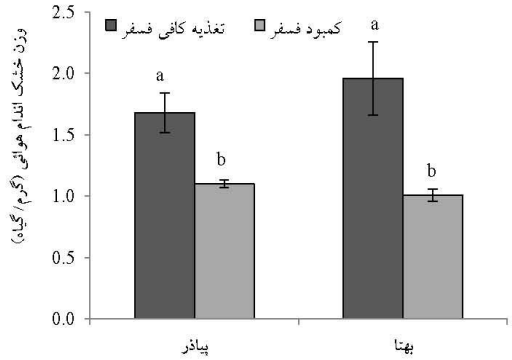
تحلیل آماری: آزمایش اصلی در طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو عامل شامل: سطح فسفر (دو سطح) و رقم (دو سطح) با چهار تکرار به صورت چهار گلدان مجزا اجرا شد. آزمایش بازانتقالی با سه عامل شامل: سطح فسفر (دو سطح)، رقم (دو سطح) و زمان (شامل شش بازه زمانی) با چهار تکرار اجرا گردید. مقایسه میانگین‌ها با آزمون توکی در سطح پنج درصد توسط نرم‌افزار سیگما استات (نسخه ۳/۰۲) انجام گردید.

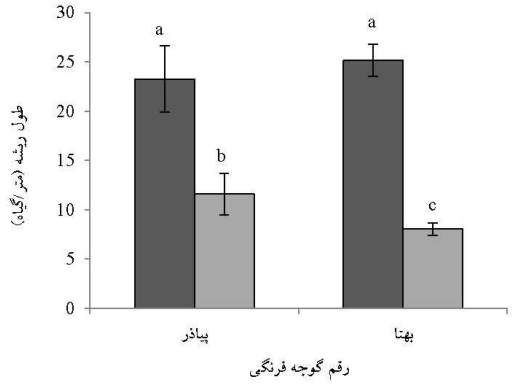
نتایج

کمبود فسفر موجب کاهش معنی‌دار وزن خشک اندام هوایی و ریشه و طول ریشه در هر دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی گردید. با این حال، این کاهش در مورد هر سه شاخص در رقم بهتا بیش از رقم پیاذر بود. کاهش وزن خشک اندام هوایی به دلیل کمبود فسفر در ارقام پیاذر و بهتا به ترتیب ۳۴ و ۴۸ درصد، در مورد وزن خشک ریشه ۱۳ و ۲۵ درصد و در مورد طول ریشه ۵۰ و ۶۸ درصد بود (شکل ۱). کارآیی نسبت به فسفر در رقم پیاذر ۶۵ درصد و در رقم بهتا ۵۱ درصد محاسبه گردید.

غلظت رنگیزه‌های برگ به جز آنتوسیانین به صورت معنی‌دار تحت تأثیر کمبود فسفر تغییر نیافت و کاهش یکنواختی که در مقدار کلروفیل و کاروتنوئیدها مشاهده شد، از نظر آماری معنی‌دار نبود. اما برخلاف سایر رنگیزه‌ها، غلظت آنتوسیانین برگ‌ها در شرایط کمبود فسفر افزایش قابل توجهی یافت که در مورد رقم بهتا معنی‌دار بود (جدول ۱).







شکل ۱- وزن خشک اندام هوایی، ریشه و طول ریشه در دو رقم گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در محیط هیدروپونیک به مدت شش هفته رشد کرده‌اند. مقادیر میانگین ۴ تکرار ± انحراف معیار است. حروف یکسان در هر نمودار بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها با استفاده از آزمون توکی در سطح $P<0.05$ است.

جدول ۱- غلظت (میلی گرم/گرم وزن تر) رنگیزه‌های برگ شامل: کلروفیل‌های a و b، کاروتنوئید، آنتوسیانین و فلاونوئید در دو رقم گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در محیط هیدروپونیک به مدت شش هفته رشد کرده‌اند. مقادیر میانگین ۴ تکرار ± انحراف معیار است. حروف یکسان در هر ستون بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها با استفاده از آزمون توکی در سطح $P<0.05$ است.

رقم گیاه	تیمار فسفر	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئید	آنتوسیانین	فلاونوئید
رقم پیاذر	تغذیه کافی فسفر	۱/۱۲± ۰/۳۲^{a}	۱/۰۱± ۰/۱۳^{a}	۲۰۳± ۱۴^{a}	۳/۷۱± ۲/۲^{b}	۱۰/۹± ۲/۲^{a}
	کمبود فسفر	۰/۹۶± ۰/۲۸^{a}	۰/۹۶± ۰/۰۸^{a}	۱۹۱± ۱۹^{a}	۶/۷± ۲/۳^{ab}	۹/۱± ۰/۷۵^{a}
رقم بهتا	تغذیه کافی فسفر	۱/۲۷± ۰/۱۵^{a}	۰/۹۹± ۰/۰۲^{a}	۲۳۱± ۱۰^{a}	۳/۳۴± ۲/۴^{b}	۱۱/۱± ۰/۷۹^{a}
	کمبود فسفر	۰/۸۸± ۰/۲۸^{a}	۰/۸۴± ۰/۰۲^{a}	۱۶۱± ۱۷^{a}	۱۱/۸± ۲/۳^{a}	۹/۱± ۱/۲۹^{a}

شاخص های فلوئورسانس کلروفیل در هر دو رقم تحت تأثیر کمبود فسفر قرار گرفت. نسبت فلوئورسانس متغیر به پایه (F_v/F_0) و کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m) در هر دو رقم تحت تأثیر کمبود فسفر کاهش معنی‌داری پیدا کرد. با این حال، کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m) و خاموش شدگی فتوشیمیایی (qP) تنها در رقم بهتا به صورت معنی‌دار کاهش یافت. خاموش شدگی غیر فتوشیمیایی (qN) نیز برعکس، تحت کمبود فسفر افزایش یافت و این تغییر منحصراً در رقم پیاذر دیده شد (جدول ۲).

جدول ۲- شاخص های مختلف فلوئورسانس کلروفیل شامل: نسبت فلوئورسانس متغیر به پایه (F_v/F_0)، کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m)، کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m)، خاموش شدگی فتوشیمیایی (qP) و غیر فتوشیمیایی (qN) در دو رقم گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در محیط هیدروپونیک به مدت شش هفته رشد کرده‌اند. مقادیر میانگین ۴ تکرار ± انحراف معیار است. حروف یکسان در هر ستون بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها با استفاده از آزمون توکی در سطح $P<0.05$ است.

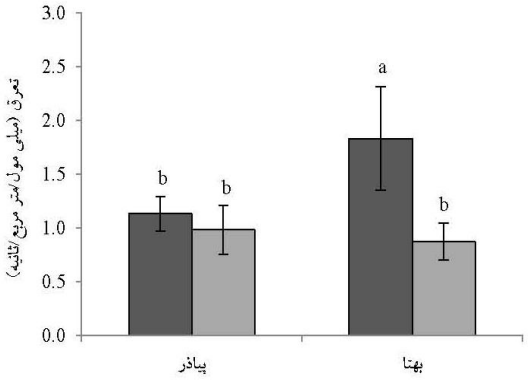
رقم گیاه	تیمار فسفر	F_v/F_0	F_v/F_m	F'_v/F'_m	qP	qN
رقم پیاذر	تغذیه کافی فسفر	۵/۰۴± ۰/۰۵^{a}	۰/۸۳± ۰/۰۰^{a}	۰/۶۳۲± ۰/۰۲^{bc}	۰/۹۱± ۰/۰۶^{a}	۰/۲۲± ۰/۰۲^{b}
	کمبود فسفر	۱/۹۳± ۰/۷۶^{b}	۰/۶۳± ۰/۰۹^{b}	۰/۵۸۲± ۰/۰۵^{b}	۰/۸۸± ۰/۰۳^{a}	۰/۳۹± ۰/۰۴^{a}
رقم بهتا	تغذیه کافی فسفر	۴/۹۰± ۰/۲۲^{a}	۰/۸۳± ۰/۰۱^{a}	۰/۷۸۱± ۰/۰۱^{a}	۰/۹۰± ۰/۰۴^{a}	۰/۱۸± ۰/۰۱^{b}
	کمبود فسفر	۲/۲۷± ۰/۵۱^{b}	۰/۶۹± ۰/۰۴^{b}	۰/۶۹۷± ۰/۰۵^{c}	۰/۷۳± ۰/۰۴^{b}	۰/۱۷± ۰/۰۹^{b}

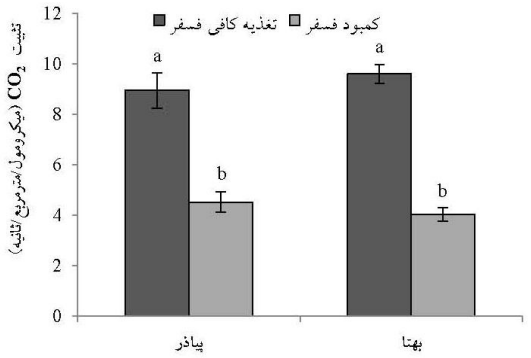
تثبیت دی اکسید کربن در شرایط کمبود فسفر به صورت معنی‌دار کاهش یافت که این کاهش در رقم بهتا (۵۸ درصد) بیش از پیاذر (۴۹ درصد) بود. شدت تعرق نیز در گیاهان دچار کمبود فسفر پایین‌تر بود و کاهش در این شاخص در رقم بهتا (۵۲ درصد) بیش از پیاذر (۱۳ درصد) و برخلاف رقم اخیر، معنی‌دار بود. با این حال، درجه گشودگی روزنه‌ها در رقم پیاذر بیشتر تحت تأثیر کمبود فسفر قرار گرفت و این کاهش (۳۲ درصد) برخلاف آنچه در مورد رقم بهتا دیده شد (۲۴ درصد)، از نظر آماری نیز معنی‌دار بود (شکل ۲).

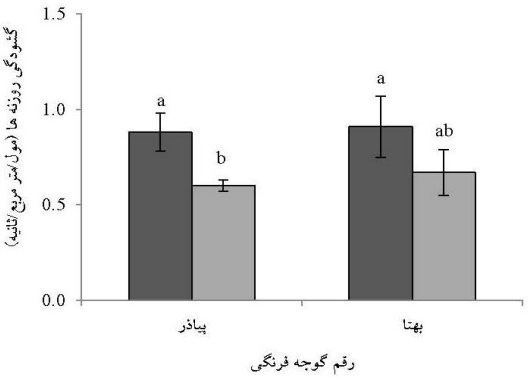
در مجموع، کمبود فسفر موجب افزایش غلظت قندهای محلول و نشاسته در هر دو رقم گردید اما شدت این تغییر بستگی به رقم و اندام گیاهی داشت. افزایش غلظت قندهای محلول در ریشه در پاسخ به کمبود فسفر به مراتب بیش از آن در مورد اندام هوایی بود و نیز در مورد رقم بهتا بیش از پیاذر بود. در رقم پیاذر افزایش غلظت قندهای محلول در اثر کمبود فسفر ۴ و ۱۵۱ درصد و در مورد رقم بهتا ۴۳ و ۲۱۴ درصد به ترتیب در مورد اندام هوایی و ریشه بود. در مورد غلظت نشاسته تفاوت قابل توجهی بین دو اندام از نظر پاسخ به کمبود فسفر مشاهده نشد اما تفاوت بین رقمی مشهود بود. برخلاف قندهای محلول، افزایش غلظت نشاسته در گیاهان تحت کمبود فسفر در رقم پیاذر (۶۸ و ۱۰۲ درصد به ترتیب در مورد اندام هوایی و ریشه) بیشتر از بهتا (۴۹ و ۲۴ درصد به ترتیب در مورد اندام هوایی و ریشه) بود (جدول ۳).

تأثیر کمبود فسفر بر غلظت آمینو اسیدهای آزاد بیش از آن در مورد کربوهیدرات‌ها بود. آمینو اسیدهای آزاد در اندام هوایی و ریشه دو تا چهار برابر در مقایسه با شاهد افزایش یافت و این افزایش در رقم بهتا در اندام هوایی (۳/۸۲ برابر) بیش از ریشه (۲/۷۶ برابر) و در رقم پیاذر در اندام هوایی (۲/۲۵ برابر) کمتر از ریشه (۳/۵۶ برابر) بود. در مجموع، تأثیر کمبود فسفر بر غلظت پروتئین‌های محلول به مراتب کمتر از آن در مورد آمینو اسیدهای آزاد بود و در برخی موارد نیز این تغییرات از نظر آماری معنی‌دار نبود. کاهش معنی‌دار در غلظت پروتئین‌های محلول اندام هوایی و ریشه منحصراً در رقم بهتا مشاهده شد (جدول ۳).

غلظت فسفر تمام سه اندام گیاهی که به تفکیک مطالعه شدند، درشرایط کمبود فسفر پایین‌تر از شاهد بود؛ با این حال، شدت کاهش متفاوت بود همچنین، تفاوت‌های بین رقمی نیز در این مورد مشهود بود. در حالی که کمبود فسفرموجب کاهش شدید غلظت فسفر برگ‌ها در رقم بهتا بود، این کاهش در مورد رقم پیاذر مختصر و از نظر آماری نیز معنی‌دار نبود. کاهش غلظت فسفر ریشه در هر دو رقم معنی‌دار و برخلاف برگ‌ها، در پیاذر (۳۲ درصد) بیش از بهتا (۲۶ درصد) بود. برخلاف برگ و ریشه، کاهش فسفر ساقه در مورد هیچ‌کدام از ارقام معنی‌دار نبود، اما با در نظرگرفتن مقدار مطلق غلظت فسفر، رقم بهتا در مقایسه با پیاذر در هر دو شرایط تغذیه کافی و کمبود، به مراتب، مقادیر بیشتری از فسفر را در این اندام انباشته نمود (شکل ۳).



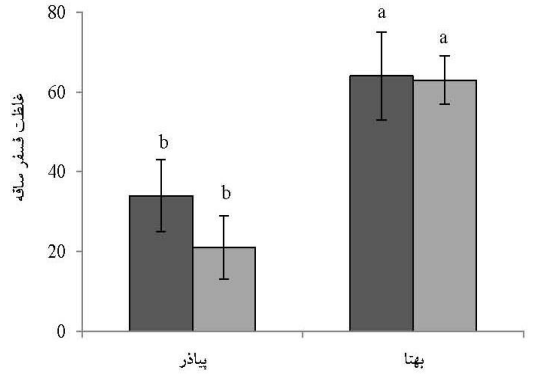


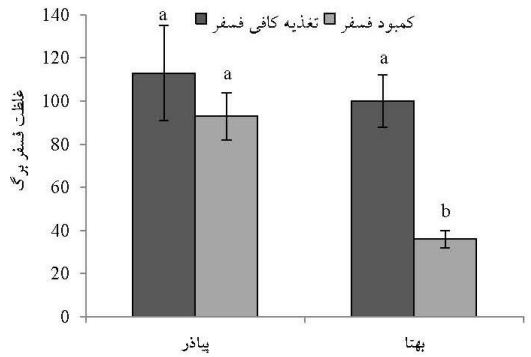


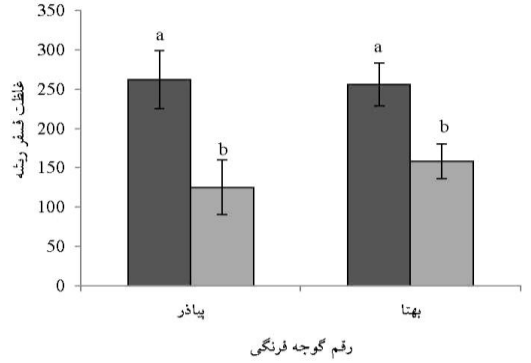
شکل ۲- شاخص‌های تبادل گاز برگ شامل شدت تثبیت دی‌اکسیدکربن، شدت تعرق و درجه گشودگی روزنه‌ها در دو رقم گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در محیط هیدروپونیک به مدت شش هفته رشد کرده‌اند. حروف یکسان در هر نمودار بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها با استفاده از آزمون توکی در سطح $P<0.05$ است.

جدول ۳- غلظت (میلی‌گرم/ گرم وزن تر) قند محلول کل، نشاسته، آمینو اسید کل و پروتئین محلول در اندام هوایی و ریشه دو رقم گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در محیط هیدروپونیک به مدت شش هفته رشد کرده‌اند. مقادیر میانگین ۴ تکرار ± انحراف معیار است. حروف یکسان در هر ستون مربوط به هر اندام بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها با استفاده از آزمون توکی در سطح P<0.05 است.

رقم گیاه	تیمار فسفر	قند محلول	نشاسته	آمینو اسیدها	پروتئین
		اندام هوایی			
رقم پیاذر	تغذیه کافی فسفر	۸/۷۷± ۰/۷۵^{b}	۱/۶۵± ۰/۴۳^{c}	۱۵/۲± ۳/۸^{c}	۲۳/۳± ۳/۶^{ab}
	کمبود فسفر	۹/۲۰± ۰/۲۲^{b}	۲/۷۷± ۰/۵۸^{ab}	۳۴/۲± ۲/۶^{a}	۱۷/۳± ۲/۷^{b}
رقم بهتا	تغذیه کافی فسفر	۹/۶± ۱/۶^{b}	۲/۱± ۰/۱۲^{bc}	۷/۲± ۰/۸۵^{d}	۲۴/۵± ۲/۹^{a}
	کمبود فسفر	۱۳/۷± ۱/۷^{a}	۳/۱۲± ۰/۷۱^{a}	۲۷/۵± ۳/۵^{b}	۱۷/۸± ۲/۹^{b}
		ریشه			
رقم پیاذر	تغذیه کافی فسفر	۳/۰۷± ۰/۹۳^{b}	۰/۷۷± ۰/۵۷^{ab}	۴/۷۵± ۰/۸۱^{b}	۲/۷۴± ۰/۶۵^{b}
	کمبود فسفر	۷/۷۱± ۱/۶^{c}	۱/۵۶± ۰/۷۱^{a}	۱۶/۹۲± ۱/۱۴^{a}	۴/۷۲± ۰/۲۲^{ab}
رقم بهتا	تغذیه کافی فسفر	۴/۱± ۰/۹۶^{b}	۰/۳۸± ۰/۰۶^{a}	۵/۴۷± ۰/۶۲^{b}	۶/۶۳± ۱/۷۹^{a}
	کمبود فسفر	۱۲/۹± ۱/۲^{a}	۰/۴۷± ۰/۱۶^{a}	۱۵/۱± ۲/۵^{a}	۳/۷۳± ۰/۷۴^{b}



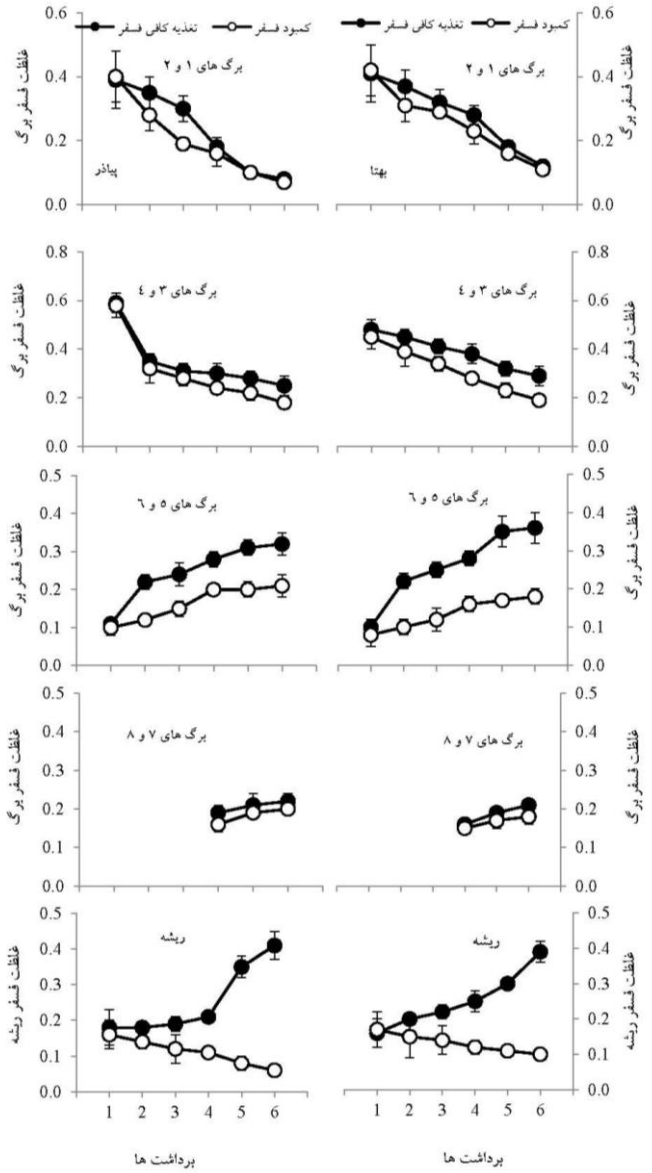




شکل ۳- غلظت فسفر (میکروگرم در گرم وزن خشک) برگ، ساقه و ریشه در دو رقم گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در محیط هیدروپونیک به مدت شش هفته رشد کرده‌اند. مقادیر میانگین ۴ تکرار ± انحراف معیار است. حروف یکسان در هر نمودار بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها با استفاده از آزمون توکی در سطح P<0.05 است.

کارآیی جذب فسفر در رقم پیاذر ۵۱ درصد و در رقم بهتا ۳۱ درصد محاسبه شد. کارآیی بهره‌وری فسفر، در شرایط تغذیه کافی فسفر ۱/۴ و ۱/۲ به ترتیب برای رقم پیاذر و بهتا بود که در کمبود فسفر به ۱/۸ و ۱/۹ به ترتیب در رقم پیاذر و بهتا افزایش یافت.

غلظت فسفر برگ های بالغ طی برداشت‌های متوالی تغییر یافت که بسته به سن برگ‌ها و وضعیت تغذیه‌ای فسفر داشت اما تفاوت بین رقمی مشاهده نشد. در برگ‌های مسن (برگ‌های ۱ و ۲ و برگ‌های ۳ و ۴) کاهش مداوم غلظت فسفر طی دوره رشد، مشاهده شد که در شرایط کمبود فسفر در مقایسه با شرایط تغذیه کافی فسفر مشهودتر بود. غلظت فسفر در برگ‌های جوان‌تر (برگ‌های ۵ و ۶ و برگ‌های ۷ و ۸) طی دوره رشد نه تنها کاهش پیدا نکرد بلکه افزایش قابل توجهی نیز یافت که در مورد گیاهان تغذیه شده با فسفر کافی بیشتر قابل توجه بود. غلظت فسفر در ریشه در شرایط کمبود فسفر به صورت مداوم کاهش یافت اما در شرایط تغذیه کافی فسفر، افزایش قابل توجهی پیدا کرد (شکل ۴).



شکل ۴- تغییرات در غلظت فسفر (میکروگرم/ گرم وزن خشک) در برگ‌های با سن معین طی برداشت‌های متوالی در دو رقم گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.) شامل پیاذر (چپ) و بهتا (راست) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در محیط هیدروپونیک به مدت شش هفته رشد کرده‌اند. مقادیر میانگین ۴ تکرار ± انحراف معیار است. حروف یکسان در هر نمودار بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها با استفاده از آزمون توکی در سطح $P<0.05$ است.

بحث

ژنوتیپ‌ها و ارقام مختلف گونه‌های زراعی تفاوت‌های قابل توجهی از نظر کارآیی فسفر از خود نشان می‌دهند. دلایل فیزیولوژیک چنین تفاوت‌های بین رقمی موضوع مطالعات متعددی بوده است (Jeschke *et al*., 1997؛ Martinez *et al*., 2005؛ Peng and Li, 2005). نه تنها در مورد فسفر بلکه برای سایر عناصر غذایی، کارآیی به دو بخش کارآیی جذب و کارآیی بهره‌وری قابل تقسیم است (Marschner *et al*., 1997). در پژوهش حاضر، رقم پیاذر که رقمی محلی است مقاومت نسبی بیشتری به کمبود فسفر از خود نشان داد. بررسی‌های سابق نشان داده است که این رقم نسبت به تنش شوری نیز به مراتب بیش از بهتا مقاومت دارد (Hajiboland *et al*., 2010). سازوکارهای مختلفی می تواند مسؤول مقاومت بیشتر به کمبود فسفر در این رقم باشد که در پژوهش حاضر تعدادی از این سازوکارها مطالعه و نقش آنها ارزیابی شد.

غلظت آنتوسیانین‌های برگ در شرایط کمبود فسفر به ویژه در رقم بهتا افزایش یافت. افزایش آنتوسیانین‌ها همزمان با کوچک ماندن برگ ها از عوارض شناخته شده کمبود فسفر است که در گیاهان دیگر نیز گزارش شده است و به سنتز بیشتر آنتوسیانین‌ها و نیز جلوگیری از رشد برگ و گسترش آن که به نوبه خود موجب انباشتگی بیشتر این رنگیزه در واحد وزن و سطح برگ می‌شود، نسبت داده شده است (Hawkesford *et al*., 2012). برخلاف کمبود سایر عناصر پُر مصرف نظیر ازت و منیزیم که موجب کاهش مقدار کلروفیل و زردشدگی برگ‌ها می‌شوند، کمبود فسفر مانند آنچه در بررسی حاضر مشاهده شد، تأثیری روی غلظت این رنگیزه ندارد و حتی در برخی گیاهان موجب افزایش آن می‌شود (Hawkesford *et al*., 2012). کمبود فسفر برخلاف کمبود ازت یا منیزیم تأثیری بر مسیر بیوسنتز کلروفیل ندارد و برعکس، به دنبال کاهش سطح و وزن برگ، انباشتگی این رنگیزه نیز در گیاهان دچار کمبود فسفر رایج است.

کمبود فسفر موجب تغییرات معنی‌داری در واکنش‌های فتوشیمیایی برگ شد که به خوبی در شاخص های فلوئورسانس کلروفیل منعکس گردید. کاهش نسبت F_v/F_0 نشانگر کاهش تعداد مراکز واکنشی و کاهش نسبت F_v/F_m بیانگر آسیب جدی به دستگاه فتوسنتزی است (Maxwell and Johnson, 2000). کاهش نسبت F_v/F_m تحت تأثیر تنش‌های مختلف از جمله شوری گزارش شده است (Habibollahi *et al*., 2012). تأثیر فسفر بر واکنش‌های فتوشیمیایی می تواند عمدتاً به صورت غیرمستقیم باشد. کمبود فسفر موجب اختلال در واکنش‌های تاریکی فتوسنتز می‌شود که از نظر آنزیمی و کوآنزیمی به فسفر به عنوان یک عنصر ساختاری وابسته هستند (Hawkesford *et al*., 2012) و این امر موجب تولید الکترون‌های مازاد و خاموش نشده به دلیل کاهش خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (qP) می‌شود. هر چند در شرایط کاهش واکنش‌های تاریکی، برگ‌ها با افزایش واکنش‌های غیرفتوشیمیایی (qN) موجب خاموشی الکترون‌های پُر انرژی از طریق تبدیل به انرژی گرمایی و کاهش آسیب آنها به دستگاه فتوسنتزی می‌شوند (Krause and Jahns, 2004) (چنانچه در پژوهش حاضر مشاهده شد)، با این وجود، داده‌های فلوئورسانس کلروفیل در این بررسی نشان داد که

افزایش خاموش شدگی غیرفتوشیمیایی به تنهایی قادر به مهار الکترون‌های مازاد نیست و موجب آسیب می شود. از سوی دیگر، بسته شدن روزنه‌ها، مشابه آنچه در شرایط تنش خشکی رخ می‌دهد (Cornic, 1994)، برگ را دچار کمبود دی‌اکسیدکربن می‌نماید که به نوبه خود علت دیگری برای کاهش سرعت واکنش‌های تاریکی و افزایش الکترون‌های مازاد و آسیب دستگاه فتوسنتزی است. در بررسی حاضر، تفاوت‌های بین رقمی به خوبی در شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل منعکس گردید، به طوری که کاهش خاموش‌شدگی فتوشیمیایی (qP) و کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m) تنها در رقم بهتا معنی‌دار بود و کاهش کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m) در رقم بهتا بیش از پیاذر بوده است. همچنین، توانایی افزایش خاموش شدگی غیرفتوشیمیایی (qN) منحصراً در رقم پیاذر مشاهده گردید که می تواند به نوبه خود یکی از دلایل کمتر بودن آسیب دستگاه فتوسنتزی (کاهش کمتر F_v/F_m) در این رقم محسوب شود.

کاهش تثبیت خالص دی‌اکسیدکربن می تواند هم به دلیل محدودیت روزنه‌ای (کاهش هدایت روزنه‌ای) و هم غیر روزنه ای (کاهش واکنش‌های فتوشیمیایی) باشد. کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط کمبود فسفر عمدتاً به کاهش فعالیت پمپ‌های پروتون در گیاهان دچار کمبود نسبت داده شده است که به نوبه خود موجب کاهش ورود اسموتیکوم‌هایی همچون یون پتاسیم شود و روزنه‌ها در طول روز عمدتاً در حالت بسته یا نیمه باز باقی می‌مانند (Hawkesford *et al.*, 2012). کاهش هدایت روزنه‌ای و در نتیجه کاهش فتوسنتز یکی از نخستین نتایج تنش‌هایی همچون تنش شوری در گیاهان است (Hajiboland and Ebrahimi, 2011). با وجود این، کاهش بیشتر تثبیت خالص دی اکسیدکربن در رقم بهتا در مقایسه با پیاذر که در بررسی حاضر مشاهده شد، با تفاوت در هدایت روزنه ای بین این دو رقم همراه نبود. افت بیشتر در فعالیت آنزیم‌های مسؤول واکنش‌های تاریکی و نیز مهار بیشتر واکنش‌های فتوشیمیایی (چنانچه پیشتر به آن اشاره گردید) در رقم بهتا در مقایسه با پیاذر، می تواند یکی از دلایل این تفاوت باشد. باید توجه داشت که کاهش تعرق در گیاهان دچار کمبود فسفر می تواند در حفظ روابط آبی این گیاهان مؤثر باشد، زیرا در گیاهان دچار کمبود فسفر هدایت هیدرولیک ریشه و توانایی جذب و هدایت آب در این اندام کاهش می‌یابد (Wittenmayer and Merbach, 2005).

انباشتگی فرآورده‌های فتوسنتزی در کمبودهای تغذیه‌ای دیگر مانند کمبود بور (Hajiboland and Farhanghi, 2010) نیز رایج است و به عواملی همچون کاهش مصرف فرآورده‌ها و کاهش تقاضای اندام‌ها به دلیل کاهش رشد نسبت داده می‌شود (Engels *et al.*, 2012). این انباشتگی نه تنها در اندام های مخزن مانند ریشه دیده می‌شود بلکه در اندام‌های منبع (برگ) نیز به دلیل کاهش کمتر فتوسنتز در مقایسه با متابولیسم و مصرف فرآورده‌ها رخ می‌دهد. بالاتر بودن انباشتگی قندهای محلول در رقم بهتا (با کاهش بیشتر در رشد) در مقایسه با رقم پیاذر نیز می تواند در همین راستا توجیه گردد. انباشتگی قندهای محلول در ریشه نشانگر کاهش بیشتر رشد ریشه در مقایسه با سرعت انتقال فرآورده‌های فتوسنتزی به این اندام است.

برخلاف آنچه در مورد بسیاری از گونه های دیگر

دیده شده است (Lambers and Shane, 2007)، رشد ریشه در گیاه گوجه فرنگی تحت کمبود فسفر افزایش نیافت. رشد بیشتر ریشه و افزایش طول آن در شرایط کمبود فسفر می تواند موجب افزایش قابل توجه در توانایی جذب فسفر از خاک باشد زیرا فسفر (مشابه پتاسیم و روی) عنصری است که حرکت آن در خاک عمدتاً وابسته به انتشار است و در نتیجه رشد و توسعه ریشه نقش مهمی در افزایش دسترسی فضایی گیاه به این عنصر دارد (Marschner and Rengel, 2012). مشاهده شده است که انتقال بیشتر فرآورده‌های فتوسنتزی به ریشه در شرایط کمبود فسفر موجب توسعه بیشتر این اندام در بسیاری از گیاهان می‌شود (Lambers and Shane, 2007). نتایج بررسی حاضر در گیاه گوجه‌فرنگی نشان داد که هر چند انتقال فرآورده‌های فتوسنتزی در شرایط کمبود فسفر بیش از گیاهان تغذیه شده با فسفر کافی است، اما به دلیل رشد نکردن ریشه این ترکیبات در آن انباشته شده‌اند. همچنین نتایج پیشنهاد می کند که بخشی از قند انتقال یافته به ریشه به نشاسته تبدیل شده، که در رقم پیاذر بیش از بهتا بوده است. دلیل و نتیجه این تفاوت بین رقمی مشخص نیست.

مشابه آنچه در مورد فرآورده‌های فتوسنتزی مشاهده گردید، آمینو اسیدهای آزاد نیز در گیاهان دچار کمبود فسفر انباشته گردید. کاهش سنتز پروتئین در شرایط کمبود فسفر (Hawkesford *et al*., 2012) می‌تواند یکی از دلایل این انباشتگی محسوب شود. انباشتگی آمینو اسیدهای آزاد در کمبود ازت، پتاسیم و فسفر گزارش شده (Ruamrungsri *et al*., 1996) و به مهار متابولیسم در شرایط کمبود نسبت داده شده است. البته غلظت تمام انواع آمینو اسیدها به صورت برابر افزایش نمی‌یابد و در این میان افزایش گلوتامین و آرژینین بیش از سایر آمینو اسیدها و آمیدها در کمبود فسفر رایج است (Ruamrungsri *et al*., 1996). کاهش بیشتر در غلظت پروتئین‌های محلول در رقم بهتا، مجدداً منعکس کننده حساسیت بیشتر این رقم به کمبود فسفر است.

کارآیی بهره‌وری مهم‌ترین مؤلفه کارآیی نسبت به عناصر تغذیه‌ای در گیاهان است (Marschner *et al*., 1997). یکی از جنبه‌های این کارآیی، تخصیص بیشتر عنصر غذایی به اندام هایی با نیاز بیشتر است. هرچند در رابطه محاسبه کارآیی بهره‌وری داخلی (Akhtar *et al*., 2008) این جنبه مورد توجه قرار نگرفته است و فسفر کل گیاه به ازای واحد وزن خشک کل اندام هوایی در نظر گرفته شده است، اما برخی پژوهشگران این جنبه از کارآیی بهره‌وری را مورد توجه قرار داده‌اند (Amaral *et al*., 2010). در پژوهش حاضر، نسبت فسفر برگ به فسفر کل گیاه در شرایط تغذیه کافی و کمبود در رقم پیاذر به ترتیب برابر با ۰/۶۶ و ۰/۷۲ و در رقم بهتا برابر با ۰/۵۶ و ۰/۳۲ بود. این نسبت در مورد فسفر ساقه در رقم پیاذر برابر با ۰/۲۰ و ۰/۱۶ اما در مورد رقم بهتا برابر با ۰/۳۵ و ۰/۵۶ بود که نشان‌دهنده تخصیص بیشتر فسفر به برگ‌ها در مقایسه با ساقه در رقم پیاذر است. همچنین در شرایط کمبود فسفر تفاوت بین دو رقم بیشتر بود. شواهد در مورد تفاوت‌های ژنوتیپی در توزیع درونی فسفر در پیکر گیاه وجود ندارد اما برخی مطالعات مولکولی، بیان و استقرار متفاوت اعضای مختلف زیرخانواده‌های ناقلان فسفات را بسته به نوع اندام نشان می‌دهد (Raghothama, 2000).

یکی دیگر از جنبه‌های بهره‌وری داخلی نسبت به عناصر تغذیه‌ای از جمله فسفر، بازانتقالی بیشتر این عناصر از برگ‌های مسن (با نیاز کمتر) به برگ‌های جوان و در حال رشد (با نیاز بیشتر به این عناصر) است (Rose *et al*., 2011؛ Marschner *et al*., 1997). بازانتقالی عناصر در عناصر آبکش انجام می‌گیرد و در مورد فسفر، احتمالاً ناقلان ویژه‌ای عمل بارگیری آن را از منبع انجام می‌دهند (Raghothama, 2000). در جهش یافته گیاه *Arabidopsis thaliana* (*pho2*) بارگیری آبکشی فسفات ممانعت شده و به همین دلیل تنظیم غلظت فسفر در برگ‌ها مختل گردیده است (Dong *et al*., 1998). در بررسی حاضر، با برداشت‌های مکرر، تغییر در غلظت فسفر در برگ هایی با سن معین دنبال شد و مشابه سایر گزارش‌ها (Akhtar *et al*., 2008)، کاهش غلظت فسفر با مسن‌تر شدن هر برگ و ظهور برگ های جدیدتر، به بازانتقالی این عنصر به مراکز رشد جدید نسبت داده شد. نتایج بررسی حاضر نشان داد که بازانتقالی منحصراً در برگ‌های مسن (برگ های ۱ تا ۴) رخ می‌دهد. افزایش غلظت فسفر در برگ‌های ۵ و جوان‌تر در شرایط کمبود فسفر نشان داد که این برگ ها به عنوان مخزن فسفر بازانتقالی از برگ های مسن (برگ های ۱ تا ۴) و ریشه عمل می‌کنند زیرا همزمان با افزایش غلظت فسفر برگ‌های ۵ و جوان‌تر، غلظت فسفر ریشه و برگ‌های مسن (برگ‌های ۱ تا ۴) کاهش یافت. علاوه بر مشاهده نشدن تفاوت های بین رقمی، نشان داده شد که بازانتقالی فسفر منحصر به شرایط کمبود نیست و در گیاهان تغذیه شده با مقدار کافی فسفر نیز این عنصر طی دوره رشد گیاه و با پیر شدن برگ‌ها از آنها تخلیه می‌شود. وجود بازانتقالی منحصراً در برگ‌های مسن نشان می دهد که در گیاه گوجه‌فرنگی بازانتقالی فسفر فرآیندی وابسته به پیری است. بازانتقالی بسیاری از عناصر از جمله ازت و پتاسیم طی پیری طبیعی برگ‌ها تشدید می‌شود و در گیاهان پایا این عناصر پیش از ریزش برگ به سمت اندام‌های دایمی حرکت و در آنها ذخیره می‌شوند (Marschner *et al*., 1997). با وجود این، بازانتقالی تعدادی از عناصر نظیر روی وابسته به پیری برگ نیست و در صورت وقوع شرایط کمبود، از برگ‌های جوان که گسترش خود را کامل نکرده و هنوز به عنوان صادرکننده (منبع) فرآورده‌های فتوسنتزی عمل نمی‌کنند نیز اتفاق می‌افتد (Hajiboland and Salehi, 2006).

جمع‌بندی

نتایج بررسی حاضر نشان داد که دو رقم بهتا و پیاذر از نظر کارآیی فسفر از یکدیگر متمایزند. کارآیی بالاتر فسفر در رقم پیاذر هم به کارآیی بیشتر در جذب فسفر و هم به کارآیی بهره‌وری بالاتر مربوط بود. کارآیی بهره‌وری بالاتر در تخصیص فسفر بیشتر به برگ‌ها در مقایسه با ساقه منعکس گردید اما این دو رقم از نظر بازانتقالی تفاوتی با یکدیگر نداشتند.

سپاسگزاری

نگارندگان از معاونت پژوهشی و تحصیلات تکمیلی‌دانشگاه تبریز به خاطر تأمین هزینه‌های مالی این پژوهش قدردانی می‌نمایند.

منابع

Akhtar, M. S., Oki, Y. and Adachi, T. (2008) Intraspecific variations of phosphorus absorption and remobilization, P forms, and their internal buffering in *Brassica* cultivars exposed to a P-stressed environment. Journal of Integrative Plant Biology 50: 703-716.

Akhtar, M. S., Oki, Y., Adachi, T., Murata, Y. and Khan, M. D. H. R. (2007) Relative phosphorus utilization efficiency, growth response and phosphorus uptake kinetics of *Brassica* cultivars under a phosphorus stress environment. Communications in Soil Science and Plant Analysis 38: 1061-1085.

Amaral, J. F. T., Martinez, H. E. P., Laviola, B. G., Filho, E. I. F. and Cruz, C. D. (2010) Bean production efficiency and relative allocation of nutrients of four coffee varieties. Revista Ceres 57: 253-262.

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

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

Dong, B., Rengel, Z. and Delhaize, E. (1998) Uptake and translocation of phosphate by *pho2* mutant and wild-type seedlings of *Arabidopsis thaliana*. Planta 205: 251-256.

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

Grotz, N. and Guerinot, M. L. (2002) Limiting nutrients: an old problem with new solutions. Plant Biology 5(2): 158-163.

Habibollahi, N., Mahdiyeh, M. and Amirjani M. R. (2012) Effect of salt stress on growth, proline, antioxidant enzyme activity and photosystem II efficiency in salt-sensitive and -tolerant rice cultivars. Iranian Journal of Plant Biology 4(13): 85-96.

Hajiboland, R. and Ebrahimi, N. (2011) Growth, photosynthesis and phenolic metabolism in tobacco plants under salinity and application of polyamines. Iranian Journal of Plant Biology 3(8): 13-26.

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

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

Hajiboland, R., and Salehi, S.Y. (2006) Characterization of Zn efficiency in Iranian rice genotypes. II. Internal utilization efficiency. General and Applied Plant Physiology 32: 207-222.

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

Hoagland, D. R. and Arnon, D. I. (1950) The water culture method for growing plants without soil. California Agricultural Experimental Station Circular 347, Berkeley.

Hwang, M. and Ederer, G. M. (1975) Rapid hippurate hydrolysis method for presumptive identification of group B streptococci. Journal of Clinical Microbiology 1(1): 114-115.

Jaiswal, P. C. (2004) Soil, plant and water analysis. Kalyani Publishers, New Delhi.

Jeschke, W. D., Kirekby, E. A., Peuke, A. D., Pate, J. S. and Hartung, W. (1997) Effects of P deficiency on assimilation and transport of nitrate and phosphate in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.). Journal of Experimental Botany 48: 75-91.

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

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

Lichtenthaler, H. K. and Wellburn, A. R. (1985) Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf in different solvents. Biochemical Society Transactions 11: 591-592.

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

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

Marschner, P. and Rengel, Z. (2012) Nutrient availability in soils. In: Marschner's mineral nutrition of higher plants (Ed. Marschner, P.) 315-330. Academic Press, London.

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

Maxwell, K. and Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence, a practical guide. Journal of Experimental Botany 51:659-668.

Narang, R. A., Bruene, A. and Altmann, T. (2000) Analysis of phosphate acquisition efficiency in different Arabidopsis accessions. Plant Physiology 124: 1786-1799.

Oxborough, K. (2004) Imaging of chlorophyll a fluorescence: theoretical and practical aspects of an emerging technique for the monitoring of photosynthetic performance. Journal of Experimental Botany 55: 1195-1205.

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

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

Raghothama, K. G. (2000) Phosphate transport and signaling. Current Opinion in Plant Biology 3: 182-187

Raghothama, K. G. and Karthikeyan, A. S. (2005) Phosphate acquisition. Plant and Soil 274: 37-49.

Rose, T. J., Rose, T. M., Pariasca-Tanaka, J., Heuer, S. and Wissuwa, M. (2011) The frustration with utilization: why have improvements in internal phosphorus utilization efficiency in crops remained so elusive? Frontiers in Plant Nutrition 2: 19.

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

Sarikurkcu, C., Tepe, B., Daferera, D., Polissiou, M. and Harmandar, M. (2008) Studies on the antioxidant

activity of the essential oil and methanol extract of *Marrubium globosum* subsp. *globosum* (Lamiaceae) by three different chemical assays. Bioresources Technology 99: 4239-4246.

Vance, C. P., Uhde-Stone, C. and Allan, D. L. (2003) Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants securing a nonrenewable resource. New Phytologists 157: 423-457.

Wittenmayer, L. and Merbach, W. (2005) Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 168: 531-540.

Differences in phosphorus absorption and utilization in two tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars

Roghieh Hajiboland *, Shiva Aghazadeh and Elnaz Radpour

Department of Plant Science, Faculty of Natural Sciences, University of Tabriz, Tabriz, Iran

Abstract

Phosphorus (P) deficiency is one of the common nutritional disorders in crop and horticultural plants. Various species and genotypes differ in tolerance to P deficiency. In this research, effects of low P supply were studied in two tomato (*Solanum lycopersum* L.) cultivars (Behta and Piazar) in hydroponics in order to introduce the most tolerant cultivar to P deficiency. In addition, we studied some involving mechanisms for differences in P deficiency tolerance between the two studied cultivars. Phosphorus deficiency caused reduction of shoot and root dry weight. Growth reduction due to P deficiency was greater in Behta than Piazar. Leaf pigments, chlorophyll fluorescence parameters and net assimilation rate were influenced by P deficiency more pronouncedly in Behta than Piazar. Low P supply caused accumulation of soluble carbohydrates, starch and free amino acids but resulted in reduction of soluble protein concentration. Concentration of P was decreased under low P conditions and relative allocation of P to the leaves, stems and roots were different between two cultivars, being higher for the leaves in Piazar and for the stems in Behta. Concentration of P in the old leaves decreased 58-67% while increased in the young leaves up to 220-350% which reflected the re-translocation of P from the former to the latter leaves. Although cultivars did not differ in the extent of re-translocation, it was higher under low phosphorus compared with adequate P supply. Our results suggested that, different tolerance to P deficiency in the two studied cultivars could be attributed to both differences in P acquisition and internal P use efficiency.

Key words: Photosynthesis, Non-structural carbohydrates, Use efficiency, Acquisition efficiency, P deficiency, Tomato

* Corresponding Author: ehsan@tabrizu.ac.ir