

نقش عناصر غذایی در بهبود اثرهای تنش کمبود آب

سولماز کاظم علیلو- دکتری حاصلخیزی خاک و تغذیه گیاه-مسئول باشگاه کشاورزان استان آذربایجان غربی

مقدمه

تنش خشکی یکی از مهمترین عامل‌های محدود کننده رشد و عملکرد گیاهان بوده و می‌تواند کیفیت آنها را تحت تأثیر قرار دهد. خشکی غلظت عناصر غذایی در گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد؛ افزایش یا کاهش غلظت عناصر غذایی به نوع عنصر، رقم و اندام گیاه بستگی دارد. خشکی ممکن است میزان جذب و انتقال عناصر غذایی از ریشه به شاخساره گیاه را کاهش می‌دهد چون میزان تعرق را کم می‌کند، پخشیدگی عناصر غذایی از خاک به سطح ریشه را کم می‌کند و به انتقال فعال و تراوایی غشاهای یاخته‌ها آسیب می‌رساند. همچنین، کاهش رطوبت خاک باعث کاهش میزان پخشیدگی عناصر غذایی در خاک به سطوح جذبی ریشه می‌شود (یونجای و اشمیدهالتر، ۲۰۰۵). خشکی می‌تواند غلظت عناصر غذایی در گیاه را از طریق کاهش آب قابل استفاده گیاه در خاک، با تغییر ویژگی‌های خاک و فعالیت‌های آنزیمی، با کاهش رشد گیاه و با تغییر شدت فتوسنتز و تنفس و تغییر ظرفیت آن‌ها برای مصرف عناصر تحت تأثیر قرار دهد. مطالعات زیادی نشان داده است که خشکی با کاهش رطوبت خاک و میزان تعرق، رشد گیاه و میزان جذب عناصر را کاهش می‌دهد. علاوه بر این، کاهش میزان رطوبت خاک سرعت پخشیدگی عناصر غذایی در خاک را کم می‌کند و جذب عناصر را کاهش می‌دهد. این موضوع در مورد عناصری بیشتر صادق است که جذب آن‌ها مانند کلسیم بیشتر به تعرق وابسته است. به دنبال کاهش رطوبت، فعالیت آنزیمی هم در خاک کم می‌شود و کاهش فعالیت آنزیمی رهاسازی و جذب عناصری مثل نیتروژن، فسفر، گوگرد و بور را که شکل آلی آن‌ها غالب است، تحت تأثیر قرار می‌دهد. به علاوه، میزان عناصر غذایی در گیاه می‌تواند به علت کاهش رشد و اثر تغلیظ^۱ و یا تجمع عناصر در اندامی خاص جهت مقابله با تنش افزایش یابد. اثرهای فوق بسته به نوع عنصر متغیر است. تعدادی از عناصر مانند مولیبدن چون به جذب فعال وابسته هستند زیاد تحت تأثیر خشکی قرار نمی‌گیرند. به علاوه، پاسخ گونه‌های مختلف گیاهی به خشکی متفاوت است چون ظرفیت آن‌ها در سازگار کردن سوخت و ساز و وضعیت فیزیولوژیکی خود به شرایط خشکی متفاوت است (ساردانز و همکاران، ۲۰۰۸).

تنش‌های محیطی مانند کمبود آب، دما و شوری بالا با تخلیه آب یاخته‌ها منجر به افزایش فشار اسمزی در گیاهان می‌شوند. تنش خشکی سبب بسته شدن روزنه‌ها و کاهش شدت تعرق، کاهش پتانسیل آب بافت‌ها، کاهش رشد و فعالیت فتوسنتزی در گیاهان می‌شود. بسته شدن روزنه‌ها سبب افزایش پراکسیدی شدن چربی‌ها به دلیل کاهش غلظت CO₂ می‌شود. کاهش هدایت روزنه‌ای به عنوان عامل اصلی کاهش شدت فتوسنتز در شرایط تنش خشکی می‌باشد (شاه و همکاران، ۲۰۱۴). تنش خشکی پخشیدگی گازها در روزنه و مزوفیل را محدود کرده و از طریق ایجاد تنش‌های چندگانه سبب افزایش تنش اکسیداتیو در گیاهان می‌شود. آسیب فتواکسیداتیو یعنی تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) وابسته به نور در کلروپلاست، کلید فرایندهایی است که در شرایط تنش خشکی سبب آسیب و مرگ یاخته‌های گیاهان می‌شود. کلروپلاست محل اصلی تشکیل گونه‌های ROS است و انتقال الکترون فتوسنتزی به ویژه زمانی که جذب انرژی خورشیدی

¹ Concentration effect

بیش از ظرفیت فتوسنتزی در انتقال الکترون‌ها باشد (عدم تعادل اکسیداتیو)، سبب تشکیل گونه‌های ROS می‌شود (سوزا و همکاران، ۲۰۱۳). در حالت طبیعی، این گونه‌های ROS به‌وسیله آنتی‌اکسیدان‌های موجود در یاخته از بین می‌روند. گونه‌های ROS در اجزای مختلف یاخته‌ها مانند کلروپلاست، میتوکندری و پروکسی‌زوم‌ها قرار دارند و شامل $O_2^{\bullet-}$ ، H_2O_2 ، HO_2^{\bullet} ، OH^{\bullet} ، $ROOH$ ، ROO^+ و RO^+ می‌باشند که بسیار واکنش‌پذیر و سمی بوده و به کاروتنوئیدها، کلروفیل، پروتئین‌ها، لیپیدها، کربوهیدرات‌ها و DNA آسیب زده و سرانجام منجر به مرگ یاخته می‌شوند. تجمع این ترکیب‌ها در شرایط تنش‌های محیطی، مهمترین عامل کاهش تولیدات گیاهی در سراسر دنیا می‌باشد. برای مقابله با تنش اکسیداتیو ایجاد شده بر اثر خشکی یک سامانه دفاعی آنتی‌اکسیدانی با کارایی بالا در گیاهان وجود دارد که این سامانه دفاعی شامل سازوکارهای آنزیمی و غیر آنزیمی است. مهمترین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان شامل سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز (پروکسیزوم) و گلووتاتیون پراکسیداز می‌باشد و مهمترین آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی، آسکوربات (ویتامین C)، گلووتاتیون، توکوفرول (ویتامین E)، فلاوونوئید، آلکالوئید و کاروتنوئید می‌باشد (کانتار و همکاران، ۲۰۱۱). بنابراین، توانایی گیاهان در تحمل خشکی به توانایی آنها در از بین بردن ROS از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان بستگی دارد. در نتیجه، در شرایط تنش مانند خشکی، فعالیت زیاد آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند سوپراکسید دیسموتاز برای گیاهان اهمیت زیادی دارد.

نقش عناصر غذایی در بهبود اثرهای تنش کمبود آب

جذب نیتروژن، فسفر و پتاسیم به‌وسیله گیاهان در شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد. تمامی عناصر غذایی پرمصرف غیر از پتاسیم و کلسیم، در داخل ترکیب‌های آلی مانند اسیدهای آمینه و پروتئین‌ها (نیتروژن و گوگرد)، اسیدهای نوکلئیک (نیتروژن و فسفر)، فسفولیپیدها (فسفر) و کلروفیل (منیزیم) وجود دارند. گزارش‌های زیادی در مورد نقش مثبت عناصر غذایی در کاهش اثر تنش خشکی در گیاهان وجود دارد. برای مثال، مصرف نیتروژن، پتاسیم، کلسیم و منیزیم در شرایط تنش خشکی سبب کاهش سمیت گونه‌های فعال اکسیژن از طریق افزایش غلظت آنتی‌اکسیدان‌هایی مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز در گیاهان می‌شوند (داسیلوا و همکاران، ۲۰۱۱). سوپراکسید دیسموتاز یکی از آنزیم‌های دارای آهن، منگنز، مس، روی و نیکل می‌باشد که نقش مهمی در سامانه دفاعی گیاهان در برابر رادیکال‌های سوپراکسید دارد (مارشور، ۱۹۹۵). فعالیت اندک آنزیم پراکسیداز نشان‌دهنده شرایط طبیعی گیاه است و پراکسیدازها اثر سمی H_2O_2 را خنثی می‌کنند. تولید H_2O_2 از طریق افزایش فعالیت کاتالاز در شرایط تنش ممکن است برای کاهش سریع هدایت روزنه‌ای باشد تا از هدررفت آب جلوگیری کند. مصرف سیلیسیم در شرایط تنش خشکی ممکن است از طریق کاهش میزان تعرق سبب افزایش کارایی مصرف آب در گیاهان شود. کمانگر و حداد (۲۰۱۶) گزارش کردند که بر اثر تنش خشکی و با مصرف سیلیسیم میزان پروتئین و گلیسین در رقم‌های انگور به‌طور معناداری افزایش یافت.

تجمع گونه‌های ROS را می‌توان با زیست‌ساخت پرولین کاهش داد و با حفظ جریان الکترون فتوسنتزی در کلروپلاست سبب تعادل ری‌داکس شد. تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند آسکوربات پراکسیداز و گلووتاتیون ردوکتاز به پرولین نسبت داده می‌شود و این آنتی‌اکسیدان‌ها می‌توانند گونه‌های فعال اکسیژن ایجاد شده بر اثر تنش خشکی و شوری را حذف کنند. بنابراین، پرولین به‌عنوان منبع کربن و نیتروژن، از بین برنده گونه‌های ROS و محافظ یاخته‌ها بوده و به‌عنوان پیامی برای فعال شدن پاسخ‌های دفاعی گیاهان به تنش‌ها عمل می‌کند. اکسین و کلسیم به‌عنوان پیامی

برای تجمع پرولین در شرایط تنش خشکی عمل می‌کنند. تجمع محلول‌هایی مانند پرولین، مانیتول، اینوزیتول و غیره در شرایط تنش خشکی، پخشیدگی K^+ از یاخته‌های گیاهی را به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای کاهش داده و هم‌ایستایی K^+ در سیتوزول را از طریق افزایش فعالیت $H^+-ATPase$ حفظ می‌کند (سادیکو و همکاران، ۲۰۰۲).

نیتروژن

نیتروژن به مقدار زیادی مورد نیاز گیاهان بوده و در ساختمان اکثر مولکول‌های آلی مهم از قبیل پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک، پریمیدیناز، کوآنزیم‌ها (ویتامین‌ها) و سایر ترکیب‌های دیگر وجود دارد. گزارش شده است در شرایط تنش خشکی، معدنی شدن نیتروژن و فعالیت آنزیم احیا کننده نیترات کاهش می‌یابد (داسیلوا و همکاران، ۲۰۱۱). کاهش جذب نیتروژن توسط گیاه در شرایط خشکی ممکن است به کاهش میزان تعرق و انتقال نیتروژن از ریشه به ساقه نیز نسبت داده شود (یونجای و اشمیدهالتر، ۲۰۰۵). کارایی استفاده از آب در گیاهان عمدتاً به فراهمی نیتروژن بستگی دارد؛ به عبارت دیگر، کمبود نیتروژن، توانایی گیاه در تبدیل آب به زیست‌توده را کاهش می‌دهد. بر طبق گزارش مؤسسه پتاس و فسفات^۲، جذب اولیه نیتروژن در شرایط تنش خشکی، رشد ریشه و شاخساره را افزایش می‌دهد. تنش خشکی و نبود نیتروژن کافی در خاک، تولید گیاهان در اکثر بوم‌نظام‌های طبیعی و کشاورزی را کاهش می‌دهد. نیتروژن نقش مهمی در جذب انرژی خورشیدی و سوخت‌وساز کربن فتوسنتزی دارد. بنابراین، در برگ‌هایی که کمبود نیتروژن دارند انرژی خورشیدی جذب نشده و خطر آسیب فتواکسیداتیو افزایش می‌یابد. در گیاهان برنج که در معرض مستقیم نور خورشید قرار دارند، کمبود نیتروژن همراه با افزایش پراکسیدی شدن چربی‌ها همراه است ولی گیاهانی که مقادیر کافی از نیتروژن دریافت کرده باشند، مقاومت بیشتری به آسیب فتواکسیداتیو دارند. همچنین، توانایی فتوسنتز بیشتری نسبت به گیاهان دارای کمبود نیتروژن در شرایط مشابه دارند. تقریباً ۵۰ درصد از نیتروژن کل برگ‌ها به‌طور مستقیم در فتوسنتز مصرف می‌شود بنابراین، اگر نیتروژن کافی موجود نباشد، فتوسنتز گیاه کاهش می‌یابد. گزارش شده است که در شرایط تنش خشکی شدت فتوسنتز تلخه‌بیان کاهش یافت ولی با افزودن نیتروژن، توانایی فتوسنتز با افزایش سطح برگ و میزان رنگیزه‌ها افزایش یافت. بنابراین، فراهمی مناسب نیتروژن میزان آسیب به گیاه در شرایط تنش خشکی را کاهش می‌دهد. استفاده بیش از حد کودهای نیتروژنی، سبب کاهش پتانسیل آب در خاک می‌شود و در چنین شرایطی گیاه مجبور است پتانسیل آب خود را کاهش دهد تا آب جذب کند. کم بودن پتانسیل آب در خاک سبب کاهش رشد یاخته‌ها و بافت‌ها، کاهش جذب عناصر غذایی ضروری و ایجاد تغییرات مورفولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاهان می‌شود. برخی پژوهشگران گزارش کردند که مصرف نیتروژن می‌تواند اثرهای منفی خشکی بر گیاهان را کاهش دهد. سانوکا و همکاران (۲۰۰۴) نشان دادند که تغذیه نیتروژن نقش مهمی در حفظ پایداری غشاهای یاخته‌ها و تنظیم اسمزی در یک نوع چمن^۴ در شرایط تنش خشکی داشت. آنان گزارش کردند که مصرف ۲۰ گرم نیتروژن در هر مترمربع مزرعه با افزایش غلظت پتاسیم و کلسیم در برگ‌ها و کاهش آسیب یاخته‌ها در هنگام تنش خشکی، فشار تورمی یاخته‌ها را افزایش داد. تنظیم اسمزی راهکاری است که به گیاه کمک می‌کند فشار تورمی خود را در شرایط تنش کمبود آب حفظ نموده و رشد پایداری داشته باشد.

² Homeostasis

³-Potash and phosphate institute

⁴-Bentgrass creeping

فسفر

فسفر از عناصر اصلی مورد نیاز گیاه بوده و در کلیه فرایندهای بیوشیمیایی، ساخت ترکیبات انرژی‌زا و انتقال انرژی دخالت دارد. علاوه بر آن، فسفر در ساختمان بسیاری از اجزای مهم یاخته‌ها مانند اسیدهای نوکلئیک (DNA و RNA) نقشی ویژه دارد. فسفر از طریق تولید ریشه‌های عمیق و فراوان به گیاهان سود می‌رساند. فسفر در ساختمان فسفولیپیدها، فسفوپروتئین‌ها، فسفات‌های قندی، آنزیم‌ها و ترکیبات فسفاتی غنی از انرژی مانند آدنوزین تری‌فسفات (ATP) نقش دارد. همچنین، فسفر در فتوسنتز، انتقال انرژی، تبدیل قند و نشاسته، حرکت عناصر غذایی در داخل گیاه و انتقال صفات ژنتیکی از یک نسل به نسل دیگر نقش دارد. فرایند فتوسنتز، انرژی خورشید را در حضور کلروفیل و دی‌اکسید کربن و آب با انرژی حاصل از ATP (منبع انرژی برای اکثر فرایندهای گیاهی) به اکسیژن و کربوهیدرات تبدیل می‌کند. مقادیر کافی فسفر برای توسعه یاخته‌های جدید و برای تشکیل و انتقال کد ژنتیکی از یک یاخته به یاخته جدید ضروری است. بنابراین، مقدار فسفر در بذرها، میوه‌ها و جاهایی که تشکیل و توسعه بذری ضروری است، زیاد می‌باشد. همچنین، فسفر جزئی از فیتین (شکل اصلی ذخیره فسفر در بذرها) است. تقریباً ۵۰ درصد از فسفر کل در بذرها لگوم و ۶۰ تا ۷۰ درصد بذرها غلات به شکل فیتین یا سایر ترکیبات مشابه ذخیره می‌شود. کمبود فسفر ممکن است اندازه، تعداد و زیست‌مندی بذری را کاهش دهد. حرکت عناصر غذایی در داخل گیاه عمدتاً به فرایند انتقال مواد از طریق غشای یاخته‌ها بستگی دارد که در اینجا ATP و سایر ترکیبات فسفردار پرا انرژی، انرژی مورد نیاز را فراهم می‌آورند. در کمبود فسفر، رشد و توسعه برگ، سطح ویژه برگ و تعداد برگ‌ها کاهش می‌یابد. رشد شاخساره بیشتر از ریشه زیر تأثیر قرار می‌گیرد و باعث می‌شود نسبت ماده خشک شاخساره به ریشه کاهش یابد. باین حال، رشد ریشه در کمبود فسفر نیز کاهش می‌یابد و باعث می‌شود که جذب آب و عناصر غذایی کاهش یابد. کمبود فسفر فرایند مصرف کربوهیدرات‌ها را کند می‌کند هر چند تولید کربوهیدرات توسط فتوسنتز ادامه می‌یابد در نتیجه بر اثر تجمع کربوهیدرات‌ها رنگ برگ سبز تیره می‌شود. همچنین، کمبود فسفر سبب تأخیر در بلوغ، کاهش کیفیت میوه، دانه و کاهش مقاومت در برابر بیماری‌ها می‌شود. فراهمی فسفر در طول مراحل اولیه رشد گیاه اهمیت زیادی دارد زیرا حرکت فسفر به سمت ریشه‌ها با کاهش دمای خاک کاهش می‌یابد. بنابراین، کمبود فسفر اغلب در مراحل اولیه رشد گیاه مشاهده می‌شود (سئوتا و همکاران، ۲۰۰۷).

مشخص شده است که بیش از ۳۰ درصد خاک‌های زراعی دنیا دچار کمبود فسفر هستند و پیش‌بینی می‌شود منابع فسفوری جهان تا سال ۲۰۵۰ تمام شود. کمبود فسفر در ایران یک مشکل مهم تغذیه‌ای است. pH قلیایی، وجود کربنات کلسیم، کمبود ماده آلی همراه با بارندگی کم از مهمترین دلایل کمبود فسفر در خاک‌های ایران می‌باشد. فراهمی کافی آب برای جذب فسفر به‌وسیله گیاهان ضروری می‌باشد؛ چون یون‌های فسفات از طریق فرایند پخشیدگی در خاک حرکت می‌کنند و اگر مقدار آب در خاک کاهش یابد به دلیل کاهش منافذ پر از آب و افزایش پیچ‌خوردگی، پویایی فسفر کاهش می‌یابد. همچنین، خشکی باعث کاهش جذب و انتقال فسفر در گیاهان از طریق کاهش شکل‌های قابل جذب فسفر و افزایش تثبیت فسفر در خاک می‌شود. معلوم شده است کمبود فسفر، میزان جذب نیترات و احیای آن به‌وسیله آنزیم نیترات ریداکتاز را کاهش می‌دهد (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۱). برخی مطالعات نشان داده است که افزودن فسفر می‌تواند اثرهای منفی تنش خشکی بر عملکرد گیاهان را کاهش دهد؛ به عبارت دیگر، توانایی گیاهان در تحمل تنش خشکی با تغذیه بهینه فسفر افزایش می‌یابد (داسیلوا و همکاران، ۲۰۱۱). اثرهای مثبت فسفر بر رشد گیاه در شرایط تنش خشکی را می‌توان به افزایش کارایی مصرف آب، هدایت روزه‌ها (افزایش پتانسیل آب برگ)، فتوسنتز، پایداری

غشای یاخته‌ها، روابط آبی، افزایش فعالیت آنزیم نیترات ریداکتاز و مقاومت به خشکی نسبت داد (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۱). مطلبی‌فرد و همکاران (۱۳۹۳) گزارش کردند که تنش خشکی عملکرد و اجزای عملکرد سیب‌زمینی، کارایی مصرف آب و غلظت نشاسته را کاهش داد ولی مصرف کود فسفر این ویژگی‌ها را بهبود بخشید. نتایج آنان نشان داد که در شرایط تنش خشکی نیاز به مصرف فسفر افزایش می‌یابد و آنان برای رشد مطلوب سیب‌زمینی و در شرایط مطلوب، مصرف ۲۰ میلی‌گرم روی و ۳۰ میلی‌گرم فسفر بر کیلوگرم خاک ولی در شرایط تنش خشکی مصرف ۲۰ میلی‌گرم روی و ۶۰ میلی‌گرم فسفر بر کیلوگرم خاک را توصیه کردند. بنابراین، تأمین فسفر برای دستیابی به عملکرد مطلوب گیاهان ضروری است که از طریق مصرف کودهای شیمیایی فسفوری و کودهای آلی امکان‌پذیر است (سئوتا و همکاران، ۲۰۰۷). دسترسی به عملکرد و سود بیشتر از دلایل عمده اهمیت فسفر برای کشاورزان و تمایل آن‌ها به استفاده از کودهای فسفوری برای تولید محصولات زراعی می‌باشد.

پتاسیم

پتاسیم یکی از عناصر غذایی است که در مقادیر زیادی به‌وسیله گیاهان جذب می‌شود و نقش مهمی در تنظیم وضعیت آبی گیاهان بر عهده دارد. یون‌های پتاسیم در اکثر فرایندهای فیزیولوژیکی گیاه از قبیل فعال کردن آنزیم‌ها (بیش از ۶۰ نوع آنزیم)، ساخت پروتئین‌ها و پلی‌پپتیدها در ریبوزوم، فتوسنتز، تنظیم اسمزی، رشد یاخته‌ها، حفظ فشار تورمی و انتقال کربوهیدرات‌ها نقش دارد (سوزا و همکاران، ۲۰۱۳). گیاهان در شرایط تنش خشکی ملایم، روزه‌های خود را کمتر باز می‌کنند ولی در شرایط تنش خشکی شدید معمولاً روزه‌ها را می‌بندند. عناصر غذایی مانند پتاسیم و کلسیم جذب آب را افزایش داده و با تنظیم باز و بسته شدن روزه‌ها و کاهش پتانسیل آب بافت‌ها، مقاومت به تنش‌های محیطی را افزایش می‌دهند (داسیلوا و همکاران، ۲۰۱۱). پتاسیم کارایی کربوکسیلی‌شدن در شرایط تنش کمبود آب را افزایش و از این طریق ماده خشک گیاه را افزایش می‌دهد (مارشور، ۱۹۹۵). در یک بررسی مشاهده شد که تغذیه بهینه پتاسیم در گیاه ذرت سبب افزایش پایداری غشاهای یاخته‌ها و مقاومت گیاه به خشکی شد (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). کمبود پتاسیم سبب کاهش قابل‌ملاحظه شدت فتوسنتز و استفاده از کربن تثبیت شده می‌شود (مارشور، ۱۹۹۵). در شرایط تنش خشکی، نیاز گیاهان به پتاسیم افزایش یافته و این افزایش برای حفظ تثبیت CO_2 در فرایند فتوسنتز لازم است. تشکیل گونه‌های ROS در شرایط تنش خشکی به‌دلیل جلوگیری از احیای CO_2 می‌باشد. در هنگام خشکی کلروپلاست یاخته‌های گیاه مقادیر زیادی پتاسیم از دست می‌دهد. کاهش شدت فتوسنتز در گیاهان مبتلا به کمبود پتاسیم بیشتر از گیاهان دارای پتاسیم کافی می‌باشد. کمبود پتاسیم سبب مختل شدن باز و بسته شدن روزه‌ها و روابط آبی گیاه می‌شود (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۱). با این تغییرات ایجاد شده در سوخت‌وساز کربن فتوسنتزی، انرژی خورشیدی و الکترون‌های نوری در گیاهان دارای کمبود پتاسیم مورد استفاده قرار نگرفته و منجر به فعال شدن نوری^۵ مولکول‌های اکسیژن و ایجاد آسیب‌های فتواکسیداتیو می‌شود که دلیلی بر حساس بودن برگ‌های مبتلا به کمبود پتاسیم به نور می‌باشد. پتاسیم نقش مهمی در کارایی مصرف آب، تقسیم یاخته‌ها، تشکیل هیدروکربن‌ها و پروتئین و انتقال سریع به دانه‌ها دارد (مارشور، ۱۹۹۵). گزارش شده است در گیاهان گندم مبتلا به کمبود پتاسیم، کاهش شدت فتوسنتز بر اثر تنش خشکی بسیار بیشتر از گیاهان گندم با پتاسیم کافی بود. بنابراین، فراهمی کافی پتاسیم برای افزایش مقاومت به خشکی در گیاهان و افزایش طول ریشه ضروری می‌باشد (سامار و همکاران، ۲۰۱۳).

⁵-Photo-activation

منیزیم

منیزیم به عنوان اتم مرکزی مولکول‌های کلروفیل بوده و در حفظ و تبدیل انرژی، ساخت پروتئین‌ها، به عنوان کوفاکتور در اکثر فرآیندهای آنزیمی همراه با فسفریلی شدن، فسفریل‌زدایی، آبکافت ترکیب‌های مختلف و استحکام ساختمان نوکلئوتیدهای مختلف نقش دارد. منیزیم بیش از هر عنصر دیگری در فعال کردن آنزیم‌ها دخالت دارد. آنزیم‌هایی مانند ATP، ریبولوز ۱ و ۵ بیس فسفات کربوکسیلاز، RNA پلی‌مراز و کیناز به وسیله منیزیم فعال می‌شوند. کمبود منیزیم ممکن است ناشی از کمبود آن در خاک و زیادی کاتیون‌های رقیب مانند Ca^{2+} (در خاک‌های آهکی)، H^+ ، NH_4^+ و Al^{3+} (در خاک‌های اسیدی) و Na^+ (در خاک‌های شور) باشد. جذب منیزیم به وسیله گیاه به شرایط خاک و ریزوسفر و فراهمی آب بستگی دارد. در شرایط تنش خشکی، ریشه‌های گیاهان قادر به جذب مقادیر کافی منیزیم نمی‌باشند. کمبود منیزیم مانند پتاسیم باعث تجمع کربوهیدرات‌ها و تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن شده و از احیای کربن فتوسنتزی جلوگیری می‌کند. با توجه به نقش پتاسیم و منیزیم در سوخت‌وساز کربن فتوسنتزی و تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن در کلروپلاست، در گیاهان مبتلا به کمبود پتاسیم و منیزیم، آسیب فتواکسیداتیو در شرایط تنش خشکی، شوری و سرما بیشتر از گیاهان دارای پتاسیم و منیزیم کافی می‌باشد چون منیزیم رشد ریشه را افزایش داده و سبب افزایش جذب آب، عناصر غذایی و انتقال قند از برگ‌ها به ریشه‌ها می‌شود (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۱).

کلسیم

کلسیم علاوه بر این که در حفظ ساختار دیواره سلولی نقش دارد، بلکه از زمان کشف پروتئین کالمادولین معلوم شده است که کلسیم عامل اصلی کنترل کننده سوخت‌وساز سلولی و رشد گیاهان در شرایط تنش خشکی می‌باشد. کالمودولین‌ها گروهی از پروتئین‌های متصل شونده به یون کلسیم هستند که نقش آنها پیوند پروتئین‌های متصل شده به کلسیم با یک بخش کینازی است. کینازها یا فسفوترانسفرازها آنزیم‌هایی هستند که گروه فسفات پرانرژی را از مولکول‌هایی مانند ATP به پروتئین‌ها، کربوهیدرات‌ها و یا چربی‌ها منتقل می‌کنند. در پاسخ گیاه به تنش‌های غیرزیستی، غلظت کلسیم آزاد سیتوزول تغییر کرده و از طریق واکنش با پروتئین کیناز^۶ مانند یک کلید روشن-خاموش برای بیان ژن‌های ایجاد مقاومت به تنش عمل می‌کند.

گوگرد

گوگرد یک عنصر ضروری برای گیاهان بوده و تحرک بسیار کمی در گیاهان دارد. گوگرد عمدتاً به صورت آنیون سولفات به وسیله گیاهان جذب می‌شود. گوگرد موجود در هوا می‌تواند به شکل ترکیب‌های فرار دی‌اکسید گوگرد (SO_2)، سولفید هیدروژن (H_2S)، سولفید کربونیل (COS)، مرکاپتان متیل (CH_3SH) و دی‌سولفید کربن (CS_2) جذب گیاهان شود (مارشتر، ۱۹۹۵). گوگرد جزئی از برخی اسیدهای آمینه می‌باشد که برای ساخت پروتئین‌ها ضروری می‌باشند. گوگرد برای تشکیل کلروفیل، ویتامین‌ها، آنزیم‌ها و ترکیب‌های آروماتیک (معطر) در برخی گیاهان (مانند خردل) ضروری می‌باشد. غلظت کافی سولفات در اکثر گونه‌های گیاهی تقریباً ۳ تا ۵ میلی‌گرم بر لیتر در محلول خاک می‌باشد ولی برخی گونه‌ها مانند یونجه و کلزا به مقادیر بیشتری نیاز دارند.

تأثیر عناصر کم‌مصرف بر فیزیولوژی گیاهان در شرایط تنش خشکی

انتقال اکثر عناصر کم‌مصرف از خاک به ریشه از طریق فرآیند انتشار انجام می‌شود و فراهمی کم آب، میزان جذب آنها از خاک را کاهش می‌دهد. اثر خشکی بر جذب عناصر کم‌مصرف به اندازه جذب عناصر پر مصرف مثل فسفر بحرانی نمی‌باشد؛ شاید به همین دلیل به اثرهای تنش خشکی بر جذب عناصر کم‌مصرف به وسیله گیاهان کمتر توجه شده است چون مقادیر کمتری از عناصر

⁶ - Protein kinase

کم مصرف برای حفظ کارکرد طبیعی فرآیندهای متابولیسی گیاه لازم است. عناصر کم مصرف همراه عناصر پرمصرف از راه فعال سازی فرآیندهای سوخت و سازی و بیوشیمیایی در گیاهان سبب کاهش اثرهای منفی تنش خشکی می شوند؛ اگرچه سازوکار نقش عناصر کم مصرف در کاهش اثر تنش خشکی در گیاهان به خوبی روشن نشده است (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۱).

روی

روی مهمترین و تنها عنصر کم مصرف است که در فعالیت هر شش گروه آنزیمی اکسیدوریداکتازها، ترانسفرازها، هیدرولازها، لیاژه‌ها، ایزومرازها و لیگازها شرکت دارد. در بین عناصر کم مصرف، کمبود روی به ویژه در مناطق خشک و نیمه خشک رایج می باشد. در مناطق خشک، به دلیل وجود مقدار زیاد کربنات کلسیم و pH قلیایی فراهمی روی برای گیاه اندک می باشد. کمبود روی علاوه بر کاهش کلروفیل و تخریب کلروپلاست سبب کاهش هدایت روزنه‌ها و در نتیجه کاهش غلظت CO_2 بین سلول‌ها می شود. از طرفی، وجود روی در سلول‌ها، بافت‌ها و اندام‌ها سبب فعالیت بیشتر آنزیم کربنیک آنهیدراز می شود. این آنزیم دارای روی بوده و نقش مهمی در فتوسنتز گیاه دارد. مصرف روی با افزایش غلظت هورمون اکسین در گیاه، سبب بهبود رشد و افزایش مقاومت به تنش خشکی می شود. همچنین، روی با افزایش تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت مانند سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز و کاتالاز می تواند میزان آسیب وارده به گیاه بر اثر تنش خشکی را کاهش دهد (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۱). روی در باز شدن روزنه‌ها از طریق حفظ غلظت بالای پتاسیم در سلول‌های محافظ روزنه و پایداری غشاهای سلولی نقش دارد. برخلاف کلسیم نقش کمبود روی در از بین رفتن پایداری غشاهای سلولی قابل‌بازایی نمی باشد. علاوه بر روی عناصر دیگری مانند کلسیم، فسفر، بور و منگنز در پایداری غشاهای سلولی نقش دارند. روی در حفظ یکپارچگی غشاهای سلولی از طریق محافظت از پروتئین‌ها و چربی‌های غشاء از اثرهای تخریبی گونه‌های فعال اکسیژن نقش مهمی دارد. همچنین مصرف روی به میزان کافی از فعالیت NADPH اکسیداز پیوند یافته با غشاء جلوگیری کرده و تولید گونه‌های فعال اکسیژن کاهش می یابد. گزارش شده است که ریشه‌های گیاه پنبه دچار کمبود روی، ۳/۳ برابر اسید آمینه و ۲/۶ برابر کربوهیدرات بیشتری نسبت به گیاهان با روی کافی به خارج ریشه ترشح کردند و قابلیت هدایت الکتریکی ترشحات ریشه ۳ برابر افزایش یافت (کاکماک، ۲۰۰۰).

بور

بور در تشکیل دیواره سلولی در گیاهان نقش دارد. در شرایط تنش خشکی انتقال قندها در گیاهان، نگهداری گل‌ها، تشکیل گرده، جوانه‌زنی بذر و تشکیل دانه کاهش می یابد. مصرف بور می تواند این اثرهای منفی خشکی را بهبود بخشد. بروز کمبود بور در گیاهان در شرایط تنش خشکی می تواند ناشی از دو دلیل باشد: (۱) بور زیادی در مواد آلی وجود دارد و در شرایط تنش خشکی، معدنی شدن مواد آلی و تبدیل بور آلی به بور معدنی کاهش می یابد. (۲) در برخی مناطق بور موجود در خاک زیرین کمتر از خاک سطحی است؛ چون در شرایط تنش خشکی، جذب آب اغلب از خاک زیرین انجام می شود، گیاهان بور کمتری جذب می کنند و به کمبود بور مبتلا می شوند؛ با این حال، در خاک‌های شنی ممکن است بر اثر بارندگی زیاد، بور موجود در سطح خاک آبشویی شده و به خاک زیرین منتقل شود. در نتیجه، جذب بور از خاک زیرین بیشتر از خاک سطحی باشد (هاولین و همکاران، ۲۰۰۴).

مس

مس یک عنصر کم مصرف مهم و ضروری برای سوخت و ساز نیتروژن و کربوهیدرات در گیاهان می باشد. مس برای ساخت لیگنین نیز ضروری است که سبب استحکام دیواره سلولی شده و از پژمردگی جلوگیری می کند. گزارش شده است تغذیه بهینه مس اثرهای منفی خشکی را از طریق کاهش خشکیدگی سرشاخه‌ها و ساقه‌ها، زرد شدن برگ‌ها و بهبود سوخت و ساز N و O, H, C کاهش می دهد (وارایچ و همکاران، ۲۰۱۱).

سیلیسیم

سیلیسیم بعد از اکسیژن دومین عنصر فراوان در خاک می‌باشد. مقدار سیلیسیم عصاره خاک، به نوع گیاه بستگی دارد. برای مثال برنج ۲۳۰ تا ۴۷۰ کیلوگرم سیلیسیم را از یک هکتار شالیزار برداشت می‌کند. این بدین معنی است که برداشت سیلیسیم از خاک ممکن است بیش از جایگزینی آن از طریق هوازدگی کانی‌های خاک باشد. از این رو جایگزینی سیلیسیم خارج شده یک امر اساسی است؛ به‌ویژه اگر تناوب کشت نیز وجود نداشته باشد. سیلیسیم در محلول خاک، به‌صورت اسید سیلیسیک (H_4SiO_4) و در گستره غلظت ۰/۱ تا ۰/۶ میلی‌مولار وجود دارد که دو برابر غلظت فسفر می‌باشد و گیاهان عمدتاً آن را به شکل H_4SiO_4 جذب می‌کنند. سیلیسیم به‌عنوان یک سد فیزیکی و مکانیکی در برابر سمیت عناصر غذایی در گیاهان عمل کرده و نه‌تنها در استحکام سلولی بلکه در اکثر فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاه دخالت دارد. علی‌رغم اینکه سیلیسیم در همه جا وجود دارد و یکی از اجزای اصلی گیاهان می‌باشد، هنوز به‌عنوان یک عنصر ضروری برای گیاهان شناخته نشده است. سیلیسیم در شرایط تنش خشکی بر گیاهان اثرهای مثبت دارد و یک عنصر مفید برای گیاهان می‌باشد. به‌طور کلی، تغذیه سیلیسیم تولید آنتی‌اکسیدان‌ها در گیاهان را افزایش داده و سبب کاهش تولید گونه‌های فعال اکسیژن، کاهش صدمات فتواکسیداتیو، حفظ یکپارچگی غشای کلروپلاست و افزایش شدت فتوسنتز، حفظ پتانسیل آب برگ، افزایش رشد، تغذیه معدنی، حفظ شادابی برگ، افزایش تبادل گازها و افزایش تحمل گیاهان به خشکی می‌شود. تمام این موارد ذکر شده به‌عنوان شاخص‌های فیزیولوژیکی انتخاب مواد گیاهی متحمل به خشکی مورد استفاده قرار می‌گیرند. استفاده از سیلیسیم با تشکیل لایه دوگانه سیلیکا- کوتیکول در بافت‌های اپیدرمی برگ سبب افزایش پتانسیل آب برگ در شرایط تنش خشکی می‌شود. افزایش رشد گیاه و افزایش کارایی عناصر غذایی با مصرف سیلیسیم در شرایط تنش خشکی در اکثر گیاهان مانند گندم، برنج، سورگوم و سویا گزارش شده است (شاه و همکاران، ۲۰۱۴).

جمع‌بندی

تنش کمبود آب باعث ایجاد تغییرات گسترده در گیاهان مختلف شده و رشد، فتوسنتز و عملکرد آن‌ها را کاهش می‌دهد. همچنین، در طی تنش تغییرات مختلفی در ترکیبات متابولیکی گیاه به وجود می‌آید. از اولین اثرهای ثانویه تنش کمبود آب کاهش جذب عناصر غذایی است. بنابراین، تغذیه بهینه گیاهان در شرایط تنش‌های محیطی مانند خشکی برای بقا و حفظ عملکرد بالا و بهبود کیفیت تغذیه‌ای محصولات کشاورزی ضروری است.

فهرست مطالب

- مطلبی فرد ر.، نجفی ن. اوستان ش. نیشابوری م.ج. و ولی‌زاده م. ۱۳۹۳. اثر رطوبت خاک، فسفر و روی بر ویژگی‌های رشد سیب‌زمینی در شرایط گلخانه‌ای. تحقیقات آب و خاک ایران، جلد ۴۵، شماره ۱، صفحه‌های ۷۵ تا ۸۶.
- Cakmak, I., 2000. Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species: a Review. *New Phytol*, 146(111): 185-205.
- Da Silva, P.H.M., F. Poggiani, and J.P. Laclau. 2011. Applying sewage sludge to Eucalyptus grandis plantations: effects on biomass production and nutrient cycling through litterfall. *Appl. Environ. Soil Sci.* 1: 101–108.
- Farooq, M., A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita, and S.M.A. Basra. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* 29(1): 185–212.
- Havlin, J.L., J.D. Beaton, S.L. Tisdale, and W.L. Nelson. 2004. *Soil Fertility and Fertilizers an Introduction to Nutrient Management*. 7th Edition, Prentice Hall, USA.
- Kamangar, A. and R. Haddad. 2016. Effect of water stress and sodium silicate on antioxidative response in different grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *J. Agr. Sci. Tech.* 18: 1859-1870.
- Kantar, M., S.J. Lucas, and H. Budak. 2011. Drought Stress: Molecular Genetics and Genomics Approaches. *Adv. Bot. Res.* 57: 445-493.
- Marschner, H., 2003. *Mineral Nutrition of Higher Plants*, Academic Press, USA.

- Sadiqov, S.T., Akbulut, M., and Ehmedov, V., 2002. Role of Ca²⁺ in drought stress signaling in wheat seedlings, *Biochemistry-Moscow*, 67(4): 491–497.
- Samar, R., M. Farrukh Saleem, G. Mustafa Shah, M. Jamil, and I. Haider Khan. 2013. Potassium applied under drought improves physiological and nutrient uptake performances of wheat (*Triticum Aestivum L.*). *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 13(1): 175-185.
- Saneoka, H., R.E.A. Moghaieb, G.S. Premachandra, and K. Fujita. 2004. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis Palustris* Huds. *Environ. Exp. Bot.* 52(2): 131-138.
- Sardans, J., Penuelas, J., and Ogaya, R., 2008. Drought's impact on Ca, Fe, Mg, Mo and S concentration and accumulation patterns in the plants and soil of a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* forest. *Biogeochemistry*, 87(1): 49-69.
- Setua, G.C., R. Kar., J.K. Ghosh, and K.K. Dassen. 2007. Influence of arbuscular mycorrhizae on growth, leaf yield and phosphorus uptake in mulberry (*Morus Alba L.*) under rainfed, lateritic soil conditions. *Biol. Fertil. Soils.* 29(1): 98-103.
- Shah, S., Xin L., Yang C., Lu Z., Shah F., Saddam H., Arooj S., and Yajun C., 2014. Silicon application increases drought tolerance of Kentucky Bluegrass by improving plant water relations and morphophysiological functions. *The Scientific World Journal*, 10 pp.
- Souza, G.M., Catuchi, T.A., Bertolli, S.C., and Soratto, R.P., 2013. Soybean under water deficit: physiological and yield responses. A comprehensive survey of international soybean research-genetics, physiology, Agronomy and Nitrogen Relationships, pp: 273-298.
- Waraich, E.A., R. Ahmad, A.M. Saifullah, and Y. Ehsanullah. 2011. Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Aust. J. Crop Sci.* 5(6): 764-777.
- Yuncaï, H., and U. Schmidhalter. 2005. Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 168(4): 541–549.