تأثیر کمبود آب قابل دسترس و غلظت سیلیسیم محلول غذایی بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و رشد گیاه گندم

عزیز کرملاچعب[1*] و محمد حسین قرینه[1]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۴/۱۹ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۵/۲۷)

چکیده

به‌منظور بررسی تأثیر غلظت سیلیسیم محلول غذایی بر برخی صفات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و رشد گیاه گندم (رقم چمران) در شرایط تنش کمبود آب، این آزمایش در بهار سال ۱۳۹۱ در آزمایشگاه دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام شد. تنش کمبود آب در سه سطح (شاهد یا بدون تنش، کمبود ملایم (فشار اسمزی ۵- اتمسفر) و کمبود شدید (فشار اسمزی ۱۰- اتمسفر) با حل کردن ۱۷۵ و ۲۳۰ گرم پلی‌اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ در هر لیتر آب مقطر) اعمال شد. مقادیر مختلف سیلیسیم (صفر، ۱، ۲ و ۳ میلی‌مولار) به شکل سیلیکات پتاسیم (K_2SiO_3) به‌عنوان عامل دوم آزمایش بود. نتایج نشان داد که تنش شدید کمبود آب باعث افزایش معنی‌دار پرولین آزاد (۷۴/۴ درصد) و سیلیسیم اندام هوایی (۶۹/۱ درصد) و کاهش مقدار پروتئین‌های محلول، هدایت روزنه‌ای، شاخص پایداری غشا و وزن خشک اندام هوایی و ریشه به‌ترتیب ۱۸/۶، ۶۶/۶، ۲۴/۲، ۳۷/۸ و ۵۱/۹ درصد نسبت به شاهد شده است. همچنین، اثر سیلیسیم در محلول غذایی، به جز وزن خشک ریشه، بر سایر صفات مورد بررسی معنی‌دار بود. سیلیسیم بیشترین تأثیر را بر غلظت سیلیسیم اندام هوایی داشته و سبب افزایش ۵۳ درصدی این شاخص شد. حضور سیلیسیم در شرایط عدم تنش کمبود آب اثر معنی‌داری بر صفات نداشته و با افزایش شدت تنش، اثر آن نیز افزایش یافت. کاربرد ۲ و ۳ میلی‌مولار سیلیسیم در شرایط تنش ملایم باعث افزایش به ترتیب ۱۸ و ۲۱ درصد و در شرایط تنش شدید ۲۵ و ۳۱ درصد وزن خشک اندام هوایی نسبت به تیمار بدون سیلیسیم گردید و بین این دو مقدار تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد.

واژه‌های کلیدی:پلی‌اتیلن گلیکول، شاخص پایداری غشا، هدایت روزنه‌ای

مقدمه

تنش‌های محیطی از جمله عواملی هستند که استفاده از حداکثر پتانسیل آب و خاک توسط گیاه در جهت حداکثر تولید را محدود می‌کنند. تنش خشکی مهمترین عامل محدود کنندهٔ رشد و تولید محصولات کشاورزی در مناطق خشک و نیمه خشک جهان است (۷).

عناصر غذایی به صورت محلول در آب جذب گیاه می‌شوند. بنابراین، هرگونه محدودیت در منابع آب، منجر به کاهش بیشتر دسترسی به منابع غذایی می‌شود. محمدی و همکاران (۲) گزارش کردند که در صورت اعمال تنش خشکی، گیاه گندم مجبور به کم کردن رشد رویشی و اتمام زود هنگام آن شده و در نتیجه ارتفاع بوته و تولید ماده خشک گیاه کاهش می‌یابد.

۱. گروه زراعت، دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان، ملاثانی

*: مسؤل مکاتبات، پست الکترونیکی:azizchaab@gmail.com

به‌نظر می‌رسد که در شرایط کمبود آب، استفاده و تنظیم غلظت برخی از عناصر می‌تواند به عنوان یک راهبرد برای جلوگیری از اثرهای مخرب تنش مؤثر بوده و زمینه سازگاری گیاه را فراهم آورد. سیلیسیم دومین عنصر از لحاظ فراوانی در سطح کره زمین است، و مقدار آن بین ۰/۱ تا ۰/۶ میلی‌مول در دسی‌متر مکعب خاک می‌باشد؛ ولی به عنوان عنصر اساسی برای گیاهان محسوب نگردیده، و نقش آن در بیولوژی گیاهان به طور کامل درک نشده است. سیلیسیم به شکل‌های مختلف، از جمله اسید مونوسیلیسیک[$Si(OH)_4$]، در خاک وجود دارد. در اندام هوایی، با از دست دادن آب، اسید مونوسیلیسیک غلیظ شده و به فرم ژل سیلیس($SiO_2.nH_2O$) تبدیل می‌شود و باعث افزایش تحمل گیاه به تنش می‌گردد (۱۲).

لیانگ و همکاران (۱۸) به این نتیجه رسیدند که کاربرد سیلیسیم سبب رسوب آن در غشای سلولی، سیلیسی و سخت شدن آن، کاهش معنی‌دار میزان نشت الکترولیتی و افزایش شاخص پایداری غشای سلول می‌شود. این محققین دلیل این امر را چنین می‌دانند که سیلیسیم در درون گیاه یک عنصر غیر متحرک است و پس از رسوب در داخل سلول به صورت ژل سیلیکای پلیمر شده در آمده و دیگر برای گیاه غیر قابل استفاده می‌شود و تنها نقش استحکام و پایداری را خواهد داشت. ما و یاماجی (۲۰) بیان نمودند که سیلیسیم با رسوب در زیر لایه کوتیکولی (با ضخامت ۰/۱ میکرومتر) برگ و تشکیل لایه دوگانه کوتیکول- سیلیس به ضخامت ۲/۵ میکرومتر و در نتیجه افزایش ضخامت لایه کوتیکول و موم آن، باعث کاهش تعرق از سطح برگ و پوست گیاهی می‌شود. در نتیجه این عمل، محتوای آب گیاه زیاد می‌شود و توسعه برگی و تولید ماده خشک نیز افزایش می‌یابد. طالع احمد و حداد (۲۴) در آزمایشی روی دو ژنوتیپ گندم در شرایط تنش خشکی گزارش دادند که تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار مقدار پروتئین‌های محلول برگ و افزایش مقدار پرولین آن شده و کاربرد سیلیسیم در این شرایط از طریق کاهش تجزیه پروتئین‌های محلول کل باعث افزایش پروتئین‌ها و کاهش پرولین آزاد می‌شود. گنگ و همکاران (۱۳) گزارش کردند که در شرایط تنش خشکی در گندم، کاربرد ۲/۱۱ میلی‌مول سیلیکات سدیم در کیلوگرم خاک در کشت گلدانی، باعث افزایش معنی‌دار شاخص پایداری غشای سلول و تولید ماده خشک نسبت به حالت تنش خشکی گردید.

سودمندی سیلیسیم در تحمل تنش خشکی در غلات مربوط به فعالیت بیشترH^+-ATPase موجود در غشا و H^+-PPase در تونوپلاست و جذب بیشتر یون پتاسیم، افزایش غلظت داخل سلولی آن و جذب و نگهداری آب و تأثیر بر فعالیت برخی آنزیم‌ها و فرایندهای فیزیولوژیک می‌باشد (۱۳). سیلیسیم سبب می‌شود که دیواره سلول‌های آندودرمی ریشه سیلیسی شده و بعد از اینکه ظرفیت این قسمت‌ها جهت سیلیسی شدن تکمیل شد، قسمت عمده سیلیسیم به اندام هوایی ارسال و در آنجا تجمع کرده و باعث افزایش غلظت این عنصر می‌شود (۱۰).

لی و همکاران (۱۶) بیان نمودند که سیلیسیم به‌علت سخت و سیلیسی کردن سلول‌های برگ، باعث افزایش دوام و پایداری غشای سلول و در بعضی موارد کاهش انعطاف پذیری سلول‌های روزنه و کاهش تبادلات روزنه‌ای می‌گردد. این امر در مرحله نخست سبب افزایش دوام برگ و حفظ محتوای نسبی آب در شرایط تنش می‌شود و امکان رشد و افزایش وزن فراهم می‌گردد. سپس، حفظ پایداری غشای سلول منجر به کاهش نشت مواد سلولی و درنتیجه تداوم جریان انتقال مواد فتوسنتزی می‌شود. آزمایشی که کایا و همکاران (۱۵) روی ذرت انجام دادند نشان داد که در شرایط تنش خشکی، وزن‌تر و خشک گیاه کاهش می‌یابد و کاربرد سیلیسیم در این شرایط منجر به افزایش این ویژگی‌ها شده، رشد گیاه را بهبود داده و مقدار عملکرد را افزایش می‌دهد. گزارش شده که حد بحرانی میزان سیلیسیم در خاک برای گیاه برنج به‌طور متوسط ۳۵۰ میلی‌گرم در کیلوگرم خاک است و یک هشتم این مقدار برای گیاه گندم مورد نیاز می‌باشد (۱۹).

خوزستان یکی از مهمترین مناطق از لحاظ تولید گندم کشور می‌باشد که با دارا بودن شرایط خاص آب و هوایی،

همواره شرایط مساعدی برای وقوع تنش‌های مخرب محیطی، به ویژه خشکی، را داشته است. به‌همین منظور، پژوهش حاضر با هدف بررسی تأثیر سیلیسیم بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و رشد گیاه گندم در شرایط تنش کمبود آب ناشی از پلی‌اتیلن گلیکول در محلول غذایی اجرا شد تا با بررسی دقیق اثر آن، در آزمایش‌های بعدی در شرایط مزرعه‌ای پیگیری شود.

مواد وروش‌ها

آزمایش در بهار سال ۱۳۹۱ در آزمایشگاه دانشکده کشاورزی دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام شد. تنش کمبود رطوبت در سه سطح شامل شاهد (بدون تنش)، کمبود ملایم آب قابل دسترس (فشار اسمزی ۵- اتمسفر) و کمبود شدید آب قابل دسترس (فشار اسمزی ۱۰- اتمسفر) با حل کردن به ترتیب ۱۷۵ و ۲۳۰ گرم پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ در هر لیتر آب مقطر اعمال شد. مقادیر مختلف سیلیسیم (صفر، ۱، ۲ و ۳ میلی‌مولار در لیتر) به شکل سیلیکات پتاسیم (K_2SiO_3) به‌عنوان عامل دوم آزمایش بود. بذرهای گندم رقم چمران ابتدا در محلول هیپوکلریت ۵٪ به مدت سه دقیقه ضدعفونی شد. سپس، در پتری‌دیش‌های استریل، در دمای ۲۴ درجه سلسیوس، در تاریکی و رطوبت لازم قرار گرفتند. پس از گذشت ۷ روز، از گیاهچه‌هایی که ساقه‌چه و ریشه‌چه طبیعی داشتند سه گیاهچه انتخاب و در قسمت بالای ظروف پلاستیکی با حجم ۵ لیتر از طریق فوم‌های پلاستیکی به شکلی که ریشه‌چه آنها در سطح و ساقه‌چه آنها در بیرون از محلول بود قرار داده شدند.

پس از گذشت پنج روز، زمانیکه ارتفاع گیاهچه‌ها به ۱۰ سانتی‌متر رسید، از محلول غذایی هوگلند و آرنون (۱۴) به‌جای آب مقطر استفاده شد. غلظت محلول غذایی به تدریج از ۰/۲۵، ۰/۵۰ و ۰/۷۵ به محلول کامل تغییر یافت و سپس در طول آزمایش از محلول کامل استفاده شد. تیمارهای کمبود آب پس از مرحله دو برگی به‌صورت پلکانی طی سه مرحله و با فاصله‌های پنج روزه اعمال شدند. محلول‌دهی و تعویض آب گلدان‌ها هر هفته یک‌بار انجام شد و همراه با آن تیمارهای پلی‌اتیلن گلیکول و سیلیسیم نیز به‌کار برده شدند. آب کاهش یافته به‌دلیل تبخیر و تعرق از سطح ظروف پلاستیکی نیز به‌صورت روزانه از محلول‌های آماده جایگزین می‌گردید. با توجه به‌وجود پتاسیم در ترکیب سیلیکات پتاسیم، مقدار آن محاسبه و از منبع پتاسیم محلول، یعنی نیترات پتاسیم، کاسته شد و کمبود نیترات آن توسط اسید نیتریک رقیق جبران گردید (۱۷). بعد از ساختن محلول غذایی و کاربرد تیمارها، pH محلول غذایی در ۵/۸ توسط HCl و NaOH یک نرمال تنظیم گردید. دمای اتاقک رشد برای گیاهچه‌ها حدود ۲۰ تا ۲۲ درجه سلسیوس در روز و ۱۸ تا ۲۰ درجه سلسیوس در شب و رطوبت ۷۵٪ تنظیم گردید. گیاهان بعد از گذشت حدود دو ماه از کشت برداشت شدند (۱۷). سپس ریشه‌ها از اندام هوایی جدا و وزن تر آنها به‌طور جداگانه اندازه‌گیری شد. پس از آن، نمونه‌ها به خشک‌کن با دمای ۷۵ درجه سلسیوس انتقال یافتند و بعد از گذشت ۴۸ ساعت و ثابت شدن وزن آنها، وزن خشک اندام هوایی و ریشه به‌طور جداگانه اندازه‌گیری شد.

صفات فیزیولوژیک

مقدار پرولین به‌روش بیتس و همکاران (۸) تعیین شد. ابتدا ۰/۵ گرم از برگ تازه با هاون له و درون فالکون ریخته شد. سپس، ۱۰ میلی‌لیتر سولفوسالیسلیک اسید ۳٪ به آن اضافه و درون یخ قرار داده شد. فالکون را در ۷۵۰۰ دور به مدت ۳۰ دقیقه و دمای ۴ درجه سلسیوس سانتریفیوژ کرده تا مواد اضافی از محلول جدا گردد. دو میلی‌لیتر از عصاره صاف شده درون فالکون جدید ریخته و ۲ میلی‌لیتر اسید نایین هیدرین و ۲ میلی‌لیتر اسید استیک گلایسیال به آن اضافه شد. نمونه به مدت یک ساعت در حمام آب گرم حرارت و سپس درون یخ قرارداده شد. چهار میلی‌لیتر تولوئن به محلول‌ها اضافه و به مدت ۲۰ ثانیه ورتکس شدند ودر نهایت جذب نور در طول

موج ۵۲۰ نانومترتوسط نمونه‌ها با دستگاه اسپکتروفوتومتر (Spectronic Genesys 5, U.S.A) اندازه‌گیری شد..

مقدارکل پروتئین‌های محلول برگ به روش معرفی شده توسط برادفورد (۹) و اندازه‌گیری میزان جذب نوری محلول حاصل به وسیله دستگاه اسپکتروفوتومتر در طول موج ۵۹۵ نانومتر و با استفاده از منحنی استاندارد، محاسبه گردید.

اندازه‌گیری هدایت روزنه‌ای برگ‌ها با استفاده از دستگاه Porometer Delta-T Mk3 مدل AP3 ساخت کشور آمریکا در دمای ۲۵ درجه سلسیوس و رطوبت نسبی ۵۰ تا ۶۰ درصد در ساعت ۱۱ تا ۱۲ صبح صورت گرفت.

شاخص پایداری غشای سلول‌های برگ‌ها قبل از برداشت و در مرحله وقوع تنش و بر اساس روش سایرام و همکاران (۲۳) اندازه‌گیری شد. برای این منظور، ۱۰ نمونه دایره‌ای شکل با اندازه‌های برابر به قطر یک سانتی‌متر از برگ‌ها تهیه و با آب مقطر شسته شدند. سپس ۵ نمونه آنها در آب مقطر در دمای ۴۰ درجه به مدت ۳۰ دقیقه (EC_1) و ۵ نمونه دیگر در آب مقطر در دمای ۱۰۰ درجه سلسیوس و به مدت ۱۵ دقیقه نگهداری و هدایت الکتریکی آب آنها با استفاده از هدایت الکتریکی سنج، اندازه‌گیری شد (EC_2). در نهایت، شاخص پایداری غشا با استفاده از رابطه ۱ محاسبه شد:

$$\text{شاخص پایداری غشای سلول} = [1 - (EC_1 / EC_2)] \times 100 \quad [1]$$

جهت محاسبه میزان سیلیسیم برگ پرچم از روش رنگ‌سنجی آمینومولیبدات آبی استفاده شد. به این صورت که پس از تهیه عصاره نمونه مورد نظر طبق روش الیوت و اشنایدر (۱۱) غلظت سیلیسیم در آن با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتردر طول موج ۶۵۰ نانومتر اندازه‌گیری گردید.

کلیه محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار SAS انجام گرفت و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال ۵٪ استفاده گردید. سپس، در صورت معنی‌داری اثر متقابل، از روش برش‌دهی جهت تفسیر اثر استفاده شد و میانگین‌ها با روش L.S.Means مقایسه گردیدند. جهت رسم منحنی‌ها از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

در میان سازوکارهای سلولی متفاوتی که درطی مواجه شدن با تنش وجود دارند، تجمع اسید های آمینه سازگارکننده، مانند پرولین، اهمیت خاصی دارد. این اسیدآمینه با اسیدیته خنثی وحلالیت زیاد در آب، طی بروز تنش می‌تواند تا ۸۰٪ اسیدهای آمینه سلول را تشکیل دهد (۵). اثر تیمارهای آزمایشی بر مقدار پرولین برگ پرچم در سطح احتمال ۱٪ و اثر متقابل آن‌ها در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار بود (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین اثر سطوح مختلف تنش کمبود آب بر برخی صفات مورد بررسی در گندم در جدول ۲ ارائه شده است. بر اساس این جدول، تنش کمبود آب باعث افزایش معنی‌دار مقدار پرولین شده است.

براساس نتایج برش‌دهی، کاربرد سیلیسیم در سطوح مختلف تنش کمبود آب، در شرایط بدون تنش، اثر معنی‌داری بر مقدار پرولین نداشته و با افزایش شدت تنش، اثر سیلیسیم نیز افزایش یافته است (جدول ۳). کاربرد ۱ میلی‌مول سیلیسیم در لیتر در شرایط تنش ملایم اثر معنی‌داری بر مقدار پرولین نداشته، اما غلظت‌های ۲ و ۳ میلی‌مولار باعث کاهش ۴۴ درصدی این اسید آمینه آزاد نسبت به تیمار بدون سیلیسیم شده است. در شرایط تنش شدید نیز کاربرد مقادیر ۱، ۲ و ۳ میلی‌مولار سیلیسیم باعث کاهش معنی‌دار پرولین (به‌ترتیب ۲۳/۵، ۳۶/۰ و ۴۶/۰ درصد) نسبت به تیمار بدون سیلیسیم شده، به‌طوری که بین مقادیر ۱ و ۳ میلی‌مولار سیلیسیم نیز تفاوت معنی‌دار مشاهده گردید (جدول ۴).

به این ترتیب، با افزایش کمبود دسترسی به آب، مقدار پرولین آزاد نیز افزایش یافته و به موازات آن اثر کاربرد سیلیسیم بر کاهش مقدار پرولین بیشتر شده است. به‌نظرمی‌رسدکه وقتی گیاه در شرایط تنش قرارمی‌گیرد،مقدار پرولین درسلول‌های آن افزایش می‌یابد، که در نتیجه افزایش غلظت داخل سلول، میزان جذب و نگهداری آب تداوم می‌یابد. اثر افزایش تولید پرولین بر مقاومت به تنش کمبود رطوبت هنوز قابل بحث است و

علاوه بر افزایش ساخت پرولین، کاهش کاتابولیسم پرولین نیز می‌تواند به تجمع آن در شرایط تنش کمبود رطوبت مربوط باشد(۳). احمد و همکاران (۶) به این نتیجه رسیدندکه احتمالاً در حضور سیلیسیم، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، مانندکاتالازوسوپراکسیددیسموتاز، افزایش یافته و به دنبال آن غلظت گونه‌های فعال اکسیژن کاهش می‌یابد. همچنین، مقدار پراکسیدهیدروژن نیز به شدت کاهش می‌یابد. به این ترتیب، یکی از عوامل گیاهی تحریک کننده تولید اسیدهای آمینه آزاد پرولین از بین رفته و مقدار آن کاهش می‌یابد.

از تغییرات عمده بیوشیمیایی که در اثر کاهش رطوبت خاک در گیاهان زراعی روی می‌دهد، تغییر در میزان تولید پروتئین‌های گیاهی در جهت تجزیه و یا جلوگیری از ساخت بعضی از آنها و نیز ساخت دسته کوچکی از پروتئین‌های مخصوص تنش است (۱۶). نتایج تجزیه واریانس میانگین داده‌ها گویای تأثیر معنی‌دار اعمال تنش کمبود آب و کاربرد سیلیسیم بر مقدار پروتئین‌های محلول برگ به ترتیب در سطوح احتمال ۱٪ و ۵٪ و غیر معنی‌دار بودن برهمکنش آنها بود (جدول ۱). اعمال تنش کمبود آب ملایم و شدید باعث کاهش به ترتیب ۱۲/۶ و ۱۸/۰ درصدی پروتئین‌های محلول نسبت به شرایط بدون تنش شد(جدول ۲). سی و سه مرده و همکاران (۱) گزارش نمودند که کاهش غلظت پروتئین در شرایط تنش، که با کاهش آنزیم روبیسکو و نقصان فتوسنتز همراه است، به‌دلیل افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه کننده پروتئین می‌باشد. برخی از پژوهشگران افت ساخت پروتئین‌های محلول را به کاهش تعداد پلی‌زوم‌های سلول نسبت داده‌اند (۴). بر اساس نتایج این پژوهش، کاربرد سیلیسیم باعث افزایش معنی‌دار پروتئین‌های محلول شد ، به‌طوری که کاربرد غلظت ۱ میلی‌مولار سیلیسیم بی‌تأثیر بود، اما غلظت‌های ۲ و ۳ میلی‌مولارآن باعث افزایش معنی‌دار ۸/۰ و ۱۰/۶ درصدی این شاخص نسبت به تیمار شاهد (عدم مصرف سیلیسیم) شد (شکل ۱). ژو و همکاران (۲۵)، بیان نمودند که سیلیسیم از طریق تأثیر مثبت بر تعداد پلی‌زوم‌ها باعث افزایش مقدار پروتئین محلول می‌شود. افزایش میزان پروتئین‌های محلول در اثر اعمال سیلیسیم در گندم (۱۳ و ۲۴) تحت تنش خشکی گزارش شده است، که با نتایج این آزمایش همسو می‌باشد.

در شرایط اعمال تنش کمبود آب، هدایت روزنه‌ای برگ به شدت کاهش یافت، به طوری که در تنش ملایم و شدید این شاخص به‌ترتیب ۴۰/۴ و ۶۶/۶ درصد نسبت به شرایط بدون تنش نقصان یافت (جدول ۲). ریچاردز (۲۲) گزارش کرد که یک رابطه مثبت و معنی‌دار بین عملکرد و هدایت روزنه‌ای برگ جو در شرایط تنش خشکی وجود دارد و گیاه با انجام حداقل فتوسنتز در این شرایط سعی در کاهش تبادلات روزنه‌ای و حفظ محتوای نسبی آب برگ جهت حفظ فشار تورگر و ادامه رشد دارد. بر اساس نتایج تجزیه واریانس داده‌ها در جدول ۱، اثر کاربرد سیلیسیم در سطح احتمال ۵٪ بر میزان هدایت روزنه‌ای معنی‌دار بوده، اما برهمکنش آن با تنش کمبود آب معنی‌دار نبود، به‌طوری که کاربرد ۳ میلی مول در لیتر سیلیسیم باعث کاهش ۱۵ درصدی هدایت روزنه‌ای نسبت به تیمار شاهد شده؛ اما مقادیر دیگر سیلیسیم بی‌تأثیر بود (شکل ۲). در حضور غلظت زیاد سیلیسیم، گیاه گندم مقادیر زیادی از آن را جذب و ذخیره می‌کند. پی و همکاران (۲۱)، در آزمایشی در شرایط هیدروپونیک و تنش رطوبتی ۰/۵- مگاپاسکال ناشی از پلی‌اتیلن گلیکول در گندم، بیان نمودند که در حضور سیلیسیم در محلول غذایی در شرایط تنش کمبود آب، لایه دوم سیلیس-کوتیکول روی بافت اپیدرم برگ‌ها، برای پاسخ به پتانسیل منفی آب و کاهش تبخیر و تعرق از گیاه، تشکیل می‌شود. بنابراین، سیلیسیم باعث سخت و سیلیسی شدن برگ و کاهش انعطاف پذیری و تبادلات روزنه‌ای می‌گردد. البته کاهش هدایت روزنه‌ای برگ در حضور سیلیسیم (۱۷/۲ درصد) در مقابل اثر مثبت آن بر سایر صفات فیزیولوژیک و افزایش تولید ماده خشک اندام هوایی (۱۴/۶ درصد) و ریشه (۹/۱ درصد) نسبت به شاهد ناچیز می‌باشد.

جدول ۱. تجزیه واریانس صفات مورد بررسی در برگ پرچم بوته‌های گندم تحت تأثیر تیمارهای تنش کمبود آب و سیلیسیم در محلول غذایی

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات							
		پرولین	پروتئین‌های محلول	هدایت روزنه‌ای	شاخص پایداری غشا	غلظت سیلیسیم اندام‌هوایی	غلظت سیلیسیم ریشه	وزن خشک اندام‌هوایی	وزن خشک ریشه
بلوک	۲	۱/۱۹^{ns}	۱/۴۴^{ns}	۰/۰۲^{ns}	۳۰/۳۸^{ns}	۱/۹۷^{ns}	۰/۰۱۰^{ns}	۰/۰۱^{ns}	۰/۰۱۶^{ns}
سطوح تنش (D)	۲	۹۲/۴۰**	۱۳۲/۷۰**	۳/۸۵**	۱۴۶۰/۱۴**	۳۶۴/۵۴**	۰/۰۱۱^{ns}	۶/۹۰**	۰/۰۵۸*
سیلیسیم (Si)	۳	۱۴/۶۸**	۲۸/۴۵*	۰/۱۰*	۲۵۶/۵۶*	۶۶/۶۴**	۰/۰۲۱*	۰/۳۹*	۰/۰۰۳^{ns}
D × Si	۶	۵/۳۰*	۴/۰۳^{ns}	۰/۰۲^{ns}	۱۲۹/۳۶*	۹/۴۲*	۰/۰۰۲^{ns}	۰/۲۲*	۰/۰۰۹^{ns}
خطای آزمایشی	۲۲	۱/۸۰	۷/۴۳	۰/۰۲	۴۴/۳۴	۲/۹۴	۰/۰۰۵	۰/۰۸	۰/۰۱۴
ضریب تغییرات (٪)		۲۲/۴۸	۸/۴۸	۱۳/۸۲	۸/۳۰	۲۱/۳۰	۸/۹۳	۹/۱۰	۱۰/۷۶

**، * و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۱٪ و ۵٪ و بدون اختلاف معنی‌دار

جدول ۲. نتایج مقایسه میانگین اثر سطوح مختلف تنش کمبود آب بر برخی صفات مورد بررسی در گندم

سطح تنش	پرولین (mg/g FW)	پروتئین محلول (mg/g FW)	هدایت روزنه‌ای (cm/s)	شاخص پایداری غشا (٪)	سیلیسیم اندام هوایی (mg/g DW)	وزن خشک اندام هوایی (g/plant)	وزن خشک ریشه (g/plant)
بدون تنش	۳/۵۵ c	۳۵/۸۶ a	۱/۶۸ a	۹۰/۸۵ a	۲/۳۶ c	۳/۹۶ a	۱/۱۴ a
تنش ملایم	۵/۳۷ b	۳۱/۰۹ b	۱/۰۰ b	۸۰/۸۰ b	۸/۴۳ b	۳/۱۱ b	۱/۱۲ a
تنش شدید	۹/۰۱ a	۲۹/۴۵ b	۰/۵۶ c	۶۸/۸۲ c	۱۳/۳۷ a	۲/۴۵ c	۰/۹۷ b

میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک برای هر صفت در سطح احتمال ۵٪ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تیمارهای آزمایشی و برهمکنش آنها بر شاخص پایداری غشاء معنی‌دار است (جدول ۱). نتایج برش‌دهی اثر متقابل نشان داد که اثر کاربرد سیلیسیم در شرایط بدون تنش بر شاخص پایداری غشای سلول غیر معنی‌دار و در شرایط تنش ملایم و شدید به ترتیب در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪ معنی‌دار است (جدول ۳). در شرایط تنش ملایم، کاربرد غلظت‌های ۱، ۲ و ۳ میلی‌مولار سیلیسیم باعث افزایش به ترتیب ۱۲/۰، ۱۵/۴ و ۱۶/۶ درصدی شاخص پایداری غشا در مقایسه با عدم مصرف سیلیسیم شد و بین این سطوح تفاوت معنی‌داری مشاهده نگردید. همچنین، در شرایط تنش شدید تنها اثر کاربرد غلظت‌های ۲ و ۳ میلی‌مولار معنی‌دار بود، به طوری که باعث افزایش به ترتیب ۲۸/۴ و ۲۹/۳ درصد این شاخص نسبت به تیمار بدون کاربرد سیلیسیم شدند. به‌نظر می‌رسد در شرایط تنش کمبود آب، میزان نشت مواد از سلول‌ها، که نشان دهنده وارد شدن آسیب به آنها است، افزایش یافته و در نتیجه شاخص پایداری غشای سلول کاهش یافته است. ژو و همکاران (۲۵)، افزایش پایداری غشا در حضور سیلیسیم را به علت رسوب سیلیسیم در غشای سلولی و سیلیسی و سخت شدن آن دانستند. لیانگ و همکاران (۱۸) به این نتیجه رسیدند که سیلیسیم در درون گیاه یک عنصر غیر متحرک است و پس از رسوب در داخل سلول به صورت ژل سیلیکای پلیمر شده آمده و برای گیاه غیرقابل استفاده می‌شود و تنها نقش استحکام و پایداری را خواهد داشت.

برش‌دهی اثر متقابل نشان داد که تنها در سطوح تنش کمبود آب ملایم و شدید، تفاوت غلظت سیلیسیم شاخساره در میان سطوح سیلیسیم محلول غذایی در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود (جدول ۳). بر اساس نتایج این پژوهش، در شرایط تنش ملایم کاربرد یک میلی مول سیلیسیم در لیتر، اثر معنی‌داری بر غلظت آن در اندام هوایی نداشته، اما غلظت‌های ۲ و ۳ میلی‌مولار باعث افزایش به ترتیب ۶۰ و ۶۷ درصدی غلظت این عنصر در اندام هوایی نسبت به تیمار بدون سیلیسیم شد. بنابراین، نتایج نشان دهنده رابطه مثبت و معنی‌دار بین سطوح تنش و سیلیسیم بر غلظت آن در اندام هوایی گیاه می‌باشد. در شرایط تنش شدید، اثر کاربرد هر سه مقدار ۱، ۲ و ۳ میلی‌مولار سیلیسیم بر غلظت سیلیسیم شاخساره معنی‌دار بوده، ولی تفاوت معنی‌داری بین دو سطح بالایی آن مشاهده نگردید. بیشترین غلظت این عنصر در شدیدترین تیمار تنش کمبود آب به‌همراه بیشترین غلظت سیلیسیم محلول غذایی و کمترین مقدار آن از پایین‌ترین سطوح این دو تیمار حاصل شد (جدول ۴). نتایج آزمایش‌های محققان (۶ و ۱۰) در گیاهان مختلف نشان داده که کاربرد سیلیسیم در محیط ریشه، باعث افزایش غلظت آن در اندام هوایی گیاه می‌شود، که با نتایج این پژوهش همسو می‌باشد.

افزایش غلظت سیلیسیم محلول غذایی باعث افزایش معنی‌دار غلظت سیلیسیم در ریشه شده است. به‌طوری که تنها کاربرد غلظت ۳ میلی‌مولار سیلیسیم در محلول غذایی سبب افزایش ۴/۵ درصدی غلظت سیلیسیم در ریشه نسبت به تیمار شاهد شده است (شکل ۳). در حضور بیشترین مقدار کاربرد سیلیسیم، غلظت این عنصر در اندام‌هوایی به میزان ۵۳٪ افزایش یافته، اما این افزایش در ریشه تنها ۴/۵ درصد بود. اپستین (۱۲) گزارش نمود که انتقال سیلیسیم در گیاه از ریشه به اندام هوایی می‌باشد و به وسیله جریان تعرق در آوندهای چوبی صورت می‌پذیرد. بنابراین، میزان تعرقی که در گیاه انجام می‌شود، می‌تواند توزیع کننده سیلیسیم در آن باشد، به طوری که تعرق باعث خروج آب و باقی ماندن سیلیسیم در برگ‌ها شده و در نتیجه غلظت سیلیسیم در اندام هوایی بیش از ریشه افزایش می‌یابد.

اثر عوامل آزمایشی و برهمکنش آنها بر وزن خشک اندام هوایی معنی‌دار بود (جدول ۱). نتایج برش‌دهی اثر متقابل داده‌ها نشان داد که در شرایط بدون تنش، اثر کاربرد سیلیسیم غیر معنی‌دار، ولی در شرایط تنش ملایم و شدید به ترتیب در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪ معنی‌دار است (جدول ۳). در شرایط تنش ملایم، کاربرد مقدار یک میلی مول سیلیسیم در لیتر اثر معنی‌داری بر وزن خشک اندام هوایی نداشته، اما غلظت‌های ۲ و ۳ میلی‌مولار

جدول ۳. برش‌دهی برهمکنش تنش کمبود آب و سیلیسیم بر برخی صفات اندازه‌گیری شده در برگ پرچم بوته‌های گندم

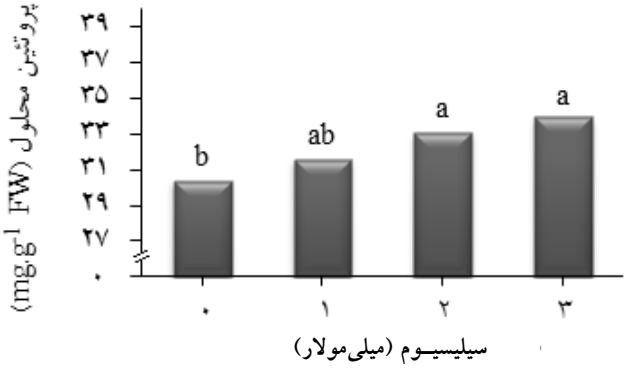
سطح تنش	درجه آزادی	پرولین	شاخص پایداری غشای سلول	سیلیسیم اندام هوایی	وزن خشک اندام هوایی
بدون تنش	۳	۰/۱۵ ns	۱۰/۸۰ ns	۱/۸۶ ns	۰/۰۳ ns
تنش ملایم	۳	۷/۴۲ *	۱۳۵/۵۱ *	۳۷/۱۶ **	۰/۲۹ *
تنش شدید	۳	۱۷/۷۱ **	۳۶۸/۹۷ **	۴۶/۴۵ **	۰/۵۱ **

**،*وns به‌ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۱٪ و ۵٪ و بدون اختلاف معنی‌دار

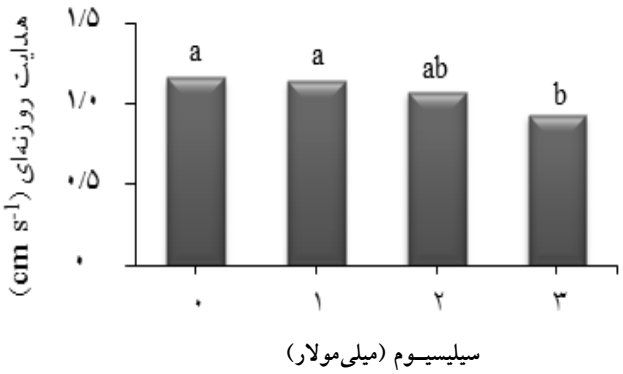
جدول ۴. نتایج مقایسه میانگین اثرمتقابل تیمارهای آزمایشی بر برخی صفات مورد بررسیبوته‌های گندم

تیمارهای آزمایشی		پرولین	شاخص پایداری	سیلیسیم اندام هوایی	وزن خشک اندام
سطح تنش	سیلیسیم (میلی‌مولار)	(mg/g FW)	غشای سلول (٪)	(mg/g DW)	هوایی (g/plant)
بدون تنش	صفر	۳/۴۶ a	۹۲/۴۳ a	۱/۲۸ a	۴/۰۵ a
	۱	۳/۳۰ a	۹۲/۱۰ a	۲/۵۱ a	۴/۰۵ a
	۲	۳/۶۳ a	۹۰/۶۰ a	۲/۴۸ a	۳/۹۰ a
	۳	۳/۸۳ a	۸۸/۲۶ a	۳/۱۸ a	۳/۸۷ a
تنش ملایم	صفر	۷/۵۰ a	۷۱/۳۰ b	۴/۰۸ c	۲/۶۹ b
	۱	۵/۶۳ ab	۸۱/۰۳ a	۷/۳۱ bc	۳/۰۴ ab
	۲	۴/۱۶ b	۸۴/۳۶ a	۱۰/۱۷ b	۳/۲۹ a
	۳	۴/۲۰ b	۸۵/۵۰ a	۱۲/۱۶ a	۳/۴۰ a
تنش شدید	صفر	۱۲/۲۳ a	۵۵/۴۰ b	۸/۴۸ c	۲/۰۰ b
	۱	۹/۳۶ b	۶۴/۰۳ b	۱۱/۹۲ b	۲/۲۳ b
	۲	۷/۸۳ bc	۷۷/۴۳ a	۱۶/۱۰ a	۲/۶۷ a
	۳	۶/۶۰ c	۷۸/۴۰ a	۱۶/۹۷ a	۲/۹۱ a

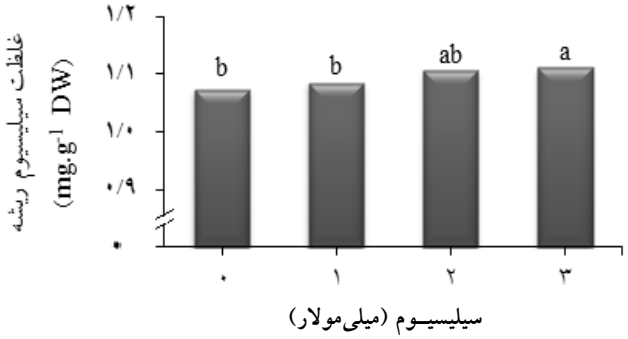
میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک در هر سطح تنش برای هر صفت، تفاوت معنی داریدرسطحاحتمال۵٪ با یکدیگر ندارند.



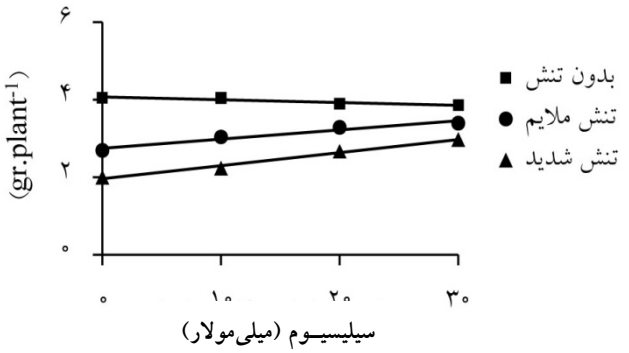
شکل ۱. اثر سطوح سیلیسیم بر مقدار پروتئین‌های محلول برگ پرچم بوته‌های گندم تحت تأثیر تیمارهای مختلف تنش کمبود آب



شکل ۲. اثر سطوح سیلیسیم بر هدایت روزنه‌ای برگ پرچم بوته‌های گندم تحت تأثیر تیمارهای مختلف تنش کمبود آب



شکل ۳. اثر سطوح مختلف سیلیسیم بر غلظت سیلیسیم ریشه گندم تحت تأثیر تیمارهای تنش کمبود آب



شکل ۴. اثر سطوح مختلف سیلیسیم بر وزن خشک اندام هوایی گندم در شرایط تنش کمبود آب

باعث افزایش به ترتیب ۱۸ و ۲۱ درصدی آن نسبت به تیمار بدون سیلیسیم گردید. همچنین، کاربرد این مقادیر در شرایط تنش شدید باعث افزایش به ترتیب ۲۵ و ۳۱ درصدی این شاخص شد. بنابراین، نتایج نشان دهنده وجود رابطه مثبت بین مقادیر کاربرد سیلیسیم و تولید ماده خشک اندام هوایی در شرایط تنش ملایم و شدید می‌باشد. البته این رابطه در سطوح زیادتر سیلیسیم ثابت است و تفاوت بین مقادیر ۲ و ۳ میلی‌مولار سیلیسیم هم در تنش ملایم و هم شدید ناچیز می‌باشد (شکل ۴). به‌طور کلی، سیلیسیم از طریق جذب و تأثیر بیشتر بر صفات فیزیولوژیک اندازه‌گیری شده، باعث افزایش غلظت داخلی آن و در نتیجه افزایش پایداری غشای سلول شد. پس در شرایط تنش کمبود آب، از طریق کاهش تخریب غشای سلول و تداوم رشد گیاهی، کاهش کمتری در تولید ماده خشک اندام هوایی گیاه در حضور سیلیسیم اتفاق افتاده است.

همچنین، نتایج نشان داد که تنها اثر اعمال تنش کمبود آب بر وزن خشک ریشه گیاه معنی‌دار بوده (جدول ۱)، به‌طوری که اثر تنش شدید باعث کاهش ۱۴/۹ درصدی وزن خشک ریشه گیاه نسبت به شرایط بدون تنش گردید (جدول ۲).

نتیجه‌گیری

با توجه به نتایج به‌دست آمده از این آزمایش، تنش کمبود آب قابل دسترس در محلول غذایی نسبت به تیمار بدون تنش، پروتئین‌های محلول کل، شاخص پایداری غشای سلول، هدایت روزنه‌ای و نیز وزن خشک اندام هوایی و ریشه بوته‌های رقم چمران گندم را به شکل بارزی کاهش داده و مقدار پرولین آزاد و غلظت سیلیسیم اندام هوایی را افزایش می‌دهد. همچنین، در شرایط تنش، نشت مواد از داخل سلول به بیرون به‌طور معنی‌داری افزایش و به‌عبارت دیگر پایداری غشاء کاهش می‌یابد. کاربرد سیلیسیم در شرایط تنش، از طریق تأثیر بر برخی فعالیت‌های فیزیولوژیک، باعث بهبود رشد و تحمل گیاه به تنش کمبود آب می‌شود. نتایج نشان داد که در اثر اعمال تنش کمبود آب و نیز کاربرد سیلیسیم، میزان این عنصر در برگ گیاه به‌طور معنی‌داری افزایش می‌یابد.

به‌طور کلی، نتایج نشان داد که در شرایط تنش کمبود آب، تغییرات در اندام هوایی بیش از ریشه است. در این ارتباط، سیلیسیم با حضور در اندام هوایی گیاه، با تأثیر بر برخی سازوکارهای دخیل در تحمل تنش مانند افزایش غلظت پرولین آزاد، افزایش پروتئین‌های محلول، کاهش آسیب به غشاء، بر رشد اندام‌های هوایی بسیار بیشتر از ریشه تأثیر گذاشته و قابلیت تحمل به تنش کمبود آب قابل دسترس در محلول غذایی را برای بوته‌های گندم افزایش می‌دهد. بنابراین، می‌توان بیان نمود که کاربرد سیلیسیم: اولاً از طریق جذب و ذخیره در سلول‌های گیاه، باعث شده که در شرایط تنش، غشای سلول پایداری خود را حفظ کند و میزان نشت مواد الکترولیتی به‌طور معنی‌داری کاهش

یابد. ثانیاً، در شرایط تنش، سبب کاهش مقدار هدایت روزنه‌ای و در نتیجه کاهش میزان خروج آب از برگ از طریق تبخیر و تعرق و ادامه رشد گیاه شود. ثالثاً، بیشترین تأثیر کاربرد سیلیسیم بر اندام هوایی گیاه یا به‌عبارتی اندامی که از آنها تبخیر و تعرق صورت می‌گیرد، بوده است. به طوری که در شرایط تنش خشکی، غلظتهای ۲ و ۳ میلی‌مولار سیلیسیم باعث ایجاد کمترین مقدار کاهش در وزن خشک اندام هوایی شده است. در نهایت، به‌نظر می‌رسد که سیلیسیم از طریق تأثیر بر برخی فعالیت‌های فیزیولوژیک گیاه سبب افزایش تحمل و رشد گیاه می‌گردد. نکته قابل ذکر این است که تأثیر مثبت سیلیسیم بر تولید ماده خشک گیاهی در شرایطی که گیاه تحت شرایط تنش قرار دارد بسیار بیشتر و چشمگیرتر از زمانی است که گیاه تحت شرایط بدون تنش رشد کرده بود. پس می‌توان بیان نمود که در گندم، در شرایط تنش خشکی، سیلیسیم یک عنصر ضروری است و حضور مقدار کافی از آن بقای گیاه را تضمین می‌کند.

منابع مورد استفاده

۱. سی و سه مرده، ع.، ع. احمدی، ک. پوستینی و ح. ابراهیم زاده. ۱۳۸۳. عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای کنترل کننده فتوسنتز و ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم. مجله علوم کشاورزی ایران۳۵(۱): ۹۳-۱۰۶.۲

محمدی، ع.ا.، ا. مجیدی، م.ر. بی‌همتا و ح. حیدری شریف آباد. ۱۳۸۵. ارزیابی تنش خشکی بر روی خصوصیات زراعی و مورفولوژیکی در تعدادی از ارقام گندم. مجله پژوهش و سازندگی ۷۳: ۱۸۴-۱۹۲.

۳. منصوری فر، س.، س.ع.م. مدرس ثانوی و م. جلالی جواران. ۱۳۸۴. تأثیر تنش خشکی و کمبود نیتروژن بر تغییرات کمی و کیفی پروتئین‌های محلول در برگ ذرت. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۶(۳): ۶۲۵-۶۳۷.

۴. نیاکان، م. و م. قربانلی. ۱۳۸۶. اثر تنش خشکی بر شاخص‌های رشد، فاکتورهای فتوسنتزی، میزان پروتئین و محتوای یونی در بخش‌های هوایی و زیرزمینی دو رقم سویا. رستنی‌ها ۸(۱): ۱۷-۳۱.

۵. ولدیانی، ع.ر.، ع. حسین زاده قورت تپه و م. تاج بخش. ۱۳۸۴. بررسی اثرات تنش شوری بر جوانه‌زنی و رشد گیاهچه ارقام Brassica napus L. جدید و پرمحصول کلزای پائیزه. مجله پژوهش و سازندگی ٦٦: ۲۳-۳۲.

6. Ahmad, M., F. Hassen, U. Qadeer and A. Aslam. 2011. Silicon application and drought tolerance mechanism of sorghum. Afr. J. Agric. Res. 6(3): 594-607.
7. Ashraf, M. 2009. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers.Biotechnol. Adv. 27: 84-93.
8. Bates, S., R.P. Waldern and I.D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant Soil 39: 205-207.
9. Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation ofmicrogram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding.Anal.Biochem. 72: 248-254.
10. Chen, W., X. Yao, K. Cai and J. Chen. 2010. Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. Biol. Trace Elem. Res. 142: 67-76.
11. Elliot, C.L. and G.H. Snyder. 1991. Autoclave-induced digestion for the calorimetric determination of silicon in rice straw. J. Agric. Food Chem. 39: 1118-1119.
12. Epstien, E. 1999. Silicon. Ann. Rev. Plant Physiol., Plant Mol., Biol. 50: 641-664.
13. Gong, H.J., K.M. Chen, G. Chen, S. Wang and C.L. Zhang. 2005. Effects of silicon on growth of wheat under drought. 13th Int. Soil Conservation Organization Conf., Brisbane, pp. 10-11.
14. Hoagland, D.R and D.I. Arnon. 1950. The water culture method for growing plants without soil. Calif. Exp. St. Circ. 347: 1-39.
15. Kaya, C., L. Tuna and D. Higgs. 2006. Effect of silicon on plant growth and mineral nutrition of maize grown under water-stress conditions. J. Plant Nutr. 29: 1469-1480.
16. Li, Q.F., C.C. Ma and Q.L. Shang. 2007. Effects of silicon on photosynthesis and antioxidative enzymes of maize under drought stress. Ying Yong Sheng Tai XueBao 18: 531-536.

17. Liang, Y. 1999. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barely under dry stress. Plant Soil 209: 217-224.
18. Liang, Y., W. Sun, Y.G. Zhu and P. Christie. 2007. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stress in higher plants, a review. Environ. Pollut. 147: 422-428.
19. Ma, J.F. and E. Takahashi. 2002. Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan. First Edition, Elsevier Science, B.V., 295 p.
20. Ma, J.F. and N. Yamaji. 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. Trends Plant Sci. 11: 1-6.
21. Pei, Z.F., D.F. Ming, D. Liu and G.L. Wan. 2010. Silicon improves the tolerance to water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticumaestivum* L.) seedlings. J. Plant Growth Regul. 29: 106-115.
22. Richards, R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. J. Plant Growth Regul. 20: 157-166.
23. Sairam, R.K., V. Chandrasekhar and G.C. Srivastava. 2001. Comparison of hexaploid and tetraploid wheat cultivars in their response to water stress. Biol. Plantar. 44: 89-94.
24. Tale Ahmadi, S. and R. Haddad. 2011. Study of silicon effects on antioxidant enzyme activities and osmotic adjustment of wheat under drought stress. J. Genet. Plant Breed. 47(1): 17-27.
25. Zhu, Z.J., G.Q. Wei, J. Li, Q.Q. Qian and J.Q. Yu. 2004. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumissativus* L.). J. Plant Sci. 167: 527-533.