مقاله کامل پژوهشی

تأثیر کمبود فسفر بر رشد، فتوسنتز و باز انتقالی فسفر در گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.)

قادر حبیبی*[۱]، زینب صادق پور[۲] و رقیه حاجی بلند[۲]

[۱] گروه زیست شناسی، دانشگاه پیام نور، ایران
[۲] گروه زیست شناسی گیاهی، دانشکده علوم طبیعی، دانشگاه تبریز

چکیده

در این پژوهش تأثیر کمبود فسفر در گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر در محیط هیدروپونیک به مدت شش هفته رشد کرده بودند، مورد مطالعه قرار گرفت. اعمال کمبود فسفر باعث کاهش معنی‌دار شاخص گشودگی روزنه‌ها و سرعت تثبیت دی اکسیدکربن و در نتیجه افت قابل ملاحظه وزن خشک اندام هوایی و ریشه در گیاه توتون شد. به‌خاطر بسته شدن روزنه‌ها و عدم افزایش موثر غلظت کاروتنوئیدها و آنتوسیانین‌ها در شرایط کمبود فسفر، کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m) کاهش معنی‌داری نشان داد و فتوسیستم II دچار آسیب شد. کمبود فسفر باعث افزایش غلظت آمینواسیدهای آزاد و کاهش پروتئین‌های محلول در اندام هوایی شد. هر چند غلظت قندهای محلول در ریشه تحت شرایط کمبود فسفر افزایش معنی‌دار نشان داد ولی این افزایش در گسترش ریشه موثر نبود. کاهش غلظت فسفر در برگ‌های گیاهان دچار کمبود فسفر به بازانتقالی آن به مراکز رشد جدید نسبت داده شد، در حالی‌که افزایش آن در شرایط تغذیه کافی مربوط به انتقال از ریشه بود. با وجود افزایش غلظت قندها، کاهش سرعت تعرق و افزایش بازانتقالی فسفر از برگ‌های پیر به برگ‌های جوان تر، گیاه توتون نتوانست کمبود فسفر در سطح ۰/۰۵ میلی مولار را تحمل کند و فتوسنتز در این گیاه به‌دلیل محدودیت روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای (کاهش واکنش‌های فتوشیمیایی) کاهش یافت و باعث افت رشد گردید.

واژه‌های کلیدی: آمینو اسیدهای آزاد، باز انتقالی، توتون، سرعت تثبیت دی اکسید کربن، کمبود فسفر

مقدمه

فسفر یکی از عناصر پرمصرف غذایی در گیاهان است که دارای نقش‌های متعدد ساختاری در سلول و عملکرد کاتالیتیک آنزیم‌های دخیل در متابولیسم است. این عنصر در ساختمان اسیدهای نوکلئیک و فسفولیپیدها شرکت می کند، جزء مهمی از مولکول‌هائی چون ATP و کوآنزیم‌ها می‌باشد و با تشکیل استر با ترکیباتی نظیر قندها، ایجاد مولکول‌های واکنشگر می‌نماید و در متابولیسم انرژی دارای نقش کلیدی است [۲].

علی‌رغم نیاز گیاهان به فسفر در محدوده عناصر پرمصرف، مقدار قابل دسترس آن در خاک‌های مختلف معمولا پایین است. در بسیاری از مواقع مقدار کل فسفر خاک ممکن است در محدوده کمبود نباشد، ولی بخش مهمی از آن به ترکیبات آلی و معدنی خاک متصل می‌شود، در نتیجه فراهمی زیستی این عنصر برای گیاهان افت می‌کند [۳۲]. به‌همین دلیل فراهمی فسفر خاک معمولا عامل محدود کننده رشد گیاهان بوده و کمبود فسفر از کمبودهای رایج تغذیه‌ای در گیاهان است [۲۵].

نویسنده مسئول، پست الکترونیک: gader.habibi@gmail.com

کمبود فسفر موجب اختلال در رشد گیاه شده و جنبه‌های مختلف متابولیسم آن را تحت تاثیر قرار می‌دهد. مهم‌ترین عارضه کمبود فسفر کاهش گسترش سلول، جلوگیری از رشد برگ‌ها و کوتاهی قد گیاهان است. کمبود فسفر موجب کاهش هدایت هیدرولیک ریشه شده و در دسترس نبودن آب کافی برای گسترش سلول‌ها موجب کوچک ماندن برگ‌ها و جلوگیری از رشد اندام هوائی می‌گردد [۷]. هم‌چنین تثبیت دی اکسید کربن نیز به‌دلیل اختلال عمومی در متابولیسم انرژی، کاهش می‌یابد. البته کمبود فسفر به دلیل نقش آن در تغییر و تبدیلات انرژی، هم‌زمان موجب کاهش مصرف قندها شده و بنابراین علیرغم افت فتوسنتز، انباشتگی فرآورده‌های فتوسنتزی از دیگر عوارض کمبود فسفر در گیاهان است [۷].

گیاهان برای افزایش سازگاری با شرایط کمبود فسفر طیف گسترده‌ای از تغییرات مورفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی را متحمل می‌شوند [۱۶] که از جمله آن‌ها می‌توان به تغییرات گسترده در نمو ریشه و اندام هوایی، افزایش ترشح اسید فسفاتازها، آنیون‌های آلی و هم‌چنین افزایش بیان و فعالیت ناقلین فسفر اشاره کرد [۲۳].

توتون گیاهی یک‌ساله از تیره سیب زمینی است. دو گونه توتون معمولی (*Nicotiana tabaccum* L.) و توتون شرقی (*Nicotiana rustica* L.) اهمیت زراعی بیشتری دارند. گسترش کشت توتون شرقی به‌دلیل بالاتر بودن مواد موثره و بهتر بودن رایحه آن، از توتون معمولی بیشتر است. در این پژوهش اثر شرایط کمبود فسفر بر روی سرعت تثبیت دی اکسید کربن، کارآیی بیشینه فتوسیستم II، غلظت اسموتیکوم‌ها و بازانتقالی فسفر از برگ‌های پیر به برگ‌های جوان تر گیاه توتون بررسی شده است.

مواد و روش‌ها

کشت گیاهان و اعمال تیمارها

در این پژوهش بذر گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.) رقم باسماس (Basmas) که از مرکز تحقیقات کشاورزی استان آذربایجان غربی تهیه گردید، مورد استفاده قرار گرفت. بذور به مدت پنج الی هفت دقیقه با استفاده از هیپوکلریت سدیم تجاری ۵٪ ضدعفونی شده، سپس به دفعات با آب مقطر شستشو داده شدند. بذور ضدعفونی شده بر روی پرلیت مرطوب و در تاریکی به مدت هفت روز جهت جوانه‌زنی قرار گرفتند. پس از ظهور برگ اولیه، دانه‌رست‌های جوان به‌مدت ۲۴ ساعت به روشنایی انتقال یافته و پس از سبز شدن برگ‌ها، به محیط کشت هیدروپونیک [۸] منتقل شده و به دو گروه تغذیه‌ای جداگانه شامل شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) فسفر و شرایط کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر تقسیم شدند. گیاهان در شرایط گلخانه زیر روشنایی با شدت نور ۴۰۰ $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$، فتوپریود ۱۶ ساعت روشنایی و هشت ساعت تاریکی، رطوبت روز ۳۰ و شب ۴۰ درصد و دمای روز ۲۸ و شب ۱۹ درجه سانتی‌گراد رشد کردند. شش هفته پس از آغاز تیمار، گیاهان برداشت شدند.

سنجش رنگیزه‌ها و متابولیت‌ها بر روی نمونه‌های تازه برداشت شده انجام گردید. برای تعیین وزن خشک، نمونه‌ها در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۴۸ ساعت خشک شدند، سپس توزین گردیدند. سنجش شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل و تبادل گاز بر روی سومین برگ جوان و قبل از برداشت گیاهان انجام شد.

سنجش شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل و تبادل گاز فتوسنتزی

جهت تعیین فلوئورسانس کلروفیل، از دستگاه فلوئورسانس سنج (OPTI-SCIENCES, ADC, UK) استفاده گردید. شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل در برگ‌های سازش یافته به تاریکی شامل F_0 (فلوئورسانس پایه) و F_m (فلوئورسانس بیشینه)، و در برگ‌های سازش یافته به روشنایی شامل F_t (شدت فلوئورسانس پایه) و F_{ms} (شدت فلوئورسانس بیشینه) اندازه‌گیری شدند. مدت زمان سازش به تاریکی حدود ۳۰ دقیقه تعیین گردید. سپس سایر شاخص‌های 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 غیرفتوشیمیایی (qN) از روی داده‌های فوق محاسبه گردیدند [۱۲]. جهت اندازه‌گیری شاخص‌های مختلف تبادل گاز فتوسنتزی از دستگاه مربوط (LCA_4, ADC, UK) در شدت نور ۳۵۰ $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ استفاده شد. شاخص‌های اندازه‌گیری شده شامل شدت فتوسنتز (A) بر حسب $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$، تعرق (E) برحسب $mmol\ m^{-2}s^{-1}$ و هدایت روزنه‌ای (g_s) بر حسب $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ بود.

سنجش رنگیزه‌های فتوسنتزی برگ

جهت سنجش غلظت رنگیزه‌های فتوسنتزی، نمونه‌های گیاهی با آب دوبار تقطیر شستشو شده و بر روی کاغذ صافی خشک شدند. پس از اندازه‌گیری وزن تر، نمونه‌ها در داخل ورقه آلومینیومی قرار گرفته و در ازت مایع تا زمان سنجش نگهداری شدند. غلظت کلروفیل و کاروتنوئیدها توسط اسپکتروفتومتر (Shimadzu AA-6500, Kyoto, Japan)، بعد از ٢٤ ساعت استخراج در استن ١٠٠ درصد تعیین شد. جذب در ٦٦٢، ٦٤٥ و ٤٧٠ نانومتر اندازه‌گیری شده و غلظت کلروفیل b, a و کاروتنوئیدها طبق فرمول‌های مربوطه محاسبه شد [١٥].

سنجش فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها

برای سنجش غلظت فلاونوئیدها، نمونه‌های برگ در متانول حاوی آلومینیوم کلراید دو درصد استخراج شده و پس از سانتریفیوژ، روشناور برداشت و جذب آن در طول موج ٤١٥ نانومتر قرائت شد. از غلظت‌های مختلف کوئرستین (صفر تا ١٦ میلی‌گرم در لیتر) به‌عنوان استاندارد استفاده گردید و غلظت فلاونوئیدها براساس واحد مربوطه (mg quercetin g^{-1} FW) محاسبه شد [٣٠]. جهت سنجش آنتوسیانین‌ها، همگنای حاصل از استخراج در حلال متانول : هیدروکلریک اسید (v/v ٩٨ : ٢) به‌مدت ٢٠ دقیقه در g ١٠٠٠ سانتریفوژ گردید. ٠/٥ میلی‌لیتر از محلول روشناور با ٤٩/٥ میلی‌لیتر از بافر یک میلی‌مولار MES (2-(N-morpholino) ethanesulfonic acid) با pH های یک و ٤/٥ در بالن ژوژه‌های ٥٠ میلی‌لیتری ریخته شد و پس از ٣٠ دقیقه جذب در ٥١٠ نانومتر اندازه‌گیری گردید. غلظت آنتوسیانین‌ها بر اساس واحد مربوطه (mg cyanidin-3-glucoside g^{-1} FW) گزارش شد [٢٤].

سنجش قندهای محلول و نشاسته

برای استخراج عصاره گیاهی جهت سنجش کربوهیدرات‌ها از بافر فسفات پتاسیم ١٠٠ میلی‌مولار (pH = ٧/٥) 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 مورد استفاده قرار گرفت. معرف آنترون سولفوریک و عصاره گیاهی (روشناور) به نسبت ٥:١ و به مدت ١٠ دقیقه در دمای ١٠٠ درجه سانتی‌گراد در درون حمام آب گرم قرار گرفت. بعد از سرد شدن جذب در ٦٥٠ نانومتر اندازه‌گیری شد. جهت تهیه محلول‌های استاندارد از غلظت‌های صفر تا ٢٠ میلی‌گرم گلوکز استفاده شد. رسوب حاصل از مرحله استخراج، در دی متیل سولفوکسید : هیدروکلریک اسید ٨ نرمال (V/V ١:٤) حل شد و در g ١٢٠٠٠ به‌مدت ١٥ دقیقه سانتریفیوژ گردید. معرف یدین، عصاره گیاهی و آب مقطر به نسبت ١:١:٥ در سل شیشه‌ای ریخته شد و بعد از نگه‌داری نمونه‌ها در دمای اتاق به‌مدت ١٥ دقیقه، جذب نمونه‌ها در ٦٠٠ نانومتر اندازه‌گیری شد. نتایج برحسب واحد مربوطه (mg g^{-1} FW) ارائه گردید. جهت تهیه محلول‌های استاندارد از غلظت‌های صفر تا ١٠ میلی‌گرم نشاسته استفاده شد [١٧].

سنجش آمینواسیدهای آزاد و پروتئین‌های محلول کل

برای سنجش غلظت کل آمینواسیدهای آزاد، نمونه‌ها در بافر فسفات ٥٠ میلی‌مولار (pH = ٦/٨) همگن شده و بعد از سانتریفیوژ بر روی نمونه‌های روشناور معرف نین هیدرین (محلول ١:٥ رقیق شده از ٣٥٠ میلی‌گرم نین هیدرین در ١٠٠ میلی‌لیتر اتانل) اضافه گردید و ٧-٤ دقیقه در دمای ١٠٠-٧٠ درجه سانتی‌گراد در حمام آب سرد قرار گرفت. پس از سرد شدن، جذب نمونه‌ها در طول موج ٥٧٠ نانومتر قرائت شد. از غلظت‌های مختلف گلیسین برای ترسیم منحنی استاندارد استفاده گردید [١٠]. غلظت پروتئین کل به روش برادفورد و با استفاده از سرم آلبومین گاوی (BSA, Merck) به عنوان استاندارد و معرف تجاری برادفورد سنجش گردید [٣].

استخراج و سنجش فسفر

ابتدا نمونه‌های خشک گیاهی در کروزه‌های چینی و روی صفحه حرارتی قرار گرفته و به‌منظور هضم مرطوب، اسید نیتریک و اسید سولفوریک غلیظ با نسبت برابر بر روی آن‌ها ریخته شده و در دمای ٢٠٠ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. بعد از کامل شدن عمل هضم، حجم نمونه‌ها با آب دوبار تقطیر به ٢٥ میلی‌لیتر رسانده شد. سنجش فسفر با استفاده از معرف زرد (آمونیوم -وانادات-مولیبدات) انجام شد. ١٠ دقیقه پس از افزودن معرف به عصاره‌ها، جذب نمونه‌ها در ٤٧٠ نانومتر قرائت گردید. منحنی استاندارد در محدوده صفر تا ١٥ میلی‌گرم در لیتر فسفر تهیه شد [١١].

آزمایش باز انتقالی

در این پژوهش با استفاده از روش برداشت‌های مکرر برگ‌های با سن معین، تغییرات در غلظت فسفر در طی زمان بررسی شده و هرنوع کاهش به بازانتقالی این عنصر به سمت برگ‌های جوان‌تر نسبت داده شد [١٥]. گیاهان ابتدا در محیط پیش

کشت (حاوی فسفر در محدوده کمبود، ۰/۰۵ میلی‌مولار) به‌مدت دو هفته رشد داده شده و سپس ریشه‌ها در محلول غذایی حاوی ۰/۲۵ میلی‌مولار فسفر به‌مدت ۲٤ ساعت بارگیری شدند. پس از شستشوی ریشه‌ها با سولفات کلسیم ۰/۰۵ میلی‌مولار و تعویض اسفنج‌های نگهدارنده، گیاهان به محیط باز انتقالی 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 (بعد از مرحله بارگیری)، و برداشت‌های بعدی با ظهور و توسعه یک برگ جدید (مجموعا شش برداشت در طی ٦ هفته) انجام شد. برگ ها به‌صورت ثابت و با در نظر گرفتن سن آنها شماره‌گذاری شدند، به نحوی که برگ‌های قاعده‌ای گیاه یعنی مسن‌ترین برگ‌ها به‌عنوان برگ‌های اول و دوم شماره‌گذاری شده و برگ های جوان‌تر شماره‌های بالاتری گرفتند. مقایسه غلظت فسفر بین برگ‌هایی با شماره‌های یکسان که در برداشت‌های متوالی نمونه برداری و سنجش شده بودند، انجام گرفت [٥].

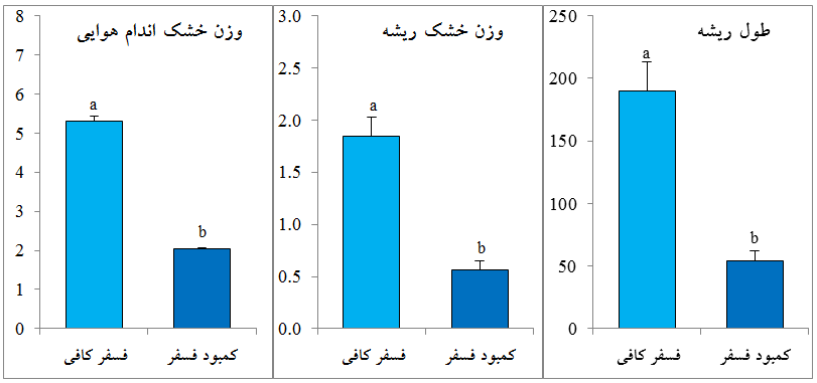
طرح آزمایشی و تجزیه داده‌ها

آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو سطح فسفر و چهار تکرار اجرا شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها با کمک نرم‌افزار سیگما استات (نسخه ۳/۰۲) با استفاده از تست توکی در سطح پنج درصد انجام گردید.

نتایج

کمبود فسفر موجب کاهش معنی‌دار وزن خشک اندام هوایی، ریشه و طول ریشه گردید (شکل ۱). این کاهش در مورد اندام هوایی (٦۱ درصد) و ریشه (٦۹ درصد) نسبتا یکسان بود، بنابراین نسبت ریشه به اندام هوایی تحت تاثیر کمبود فسفر قرار نگرفت. هم‌چنین طول ریشه نیز در شرایط کمبود، مشابه ماده خشک گیاه ۷۰ درصد کاهش یافت.

غلظت کلروفیل *a* و *b*، کاروتنوئیدها و آنتوسیانین‌ها تحت تأثیر کمبود فسفر قرار نگرفتند ولی غلظت فلاونوئیدهای برگ افزایش یافت. از میان شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل، کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m) و کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m) تحت تأثیر کمبود فسفر کاهش یافتند ولی کاهش در خاموش شدگی فتوشیمیایی (*qP*) معنی‌دار نبود. خاموش شدگی غیرفتوشیمیایی (*qN*) نیز افزایش جزئی تحت تأثیر کمبود فسفر نشان داد (جدول ۱).



شکل ۱ وزن خشک اندام هوایی و ریشه (گرم) و طول ریشه (میلی‌متر) در گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر به‌مدت شش هفته رشد کرده است. تفاوت مابین ستون‌های مربوط به هر تیمار که دارای حروف مشترک می‌باشند از نظر آماری معنی‌دار نمی‌باشد (p≤۰/۰۵ و n=٤).

کمبود فسفر موجب کاهش معنی‌دار شدت تثبیت دی اکسید کربن و تعرق شد که همراه با کاهش در گشودگی روزنه‌ها بود، با این‌حال شدت کاهش تعرق (٦۰ درصد) در مقایسه با شدت کاهش سرعت تثبیت (۳۷ درصد) و درجه گشودگی روزنه‌ها (۳۳ درصد) بیشتر بود (شکل ۲).

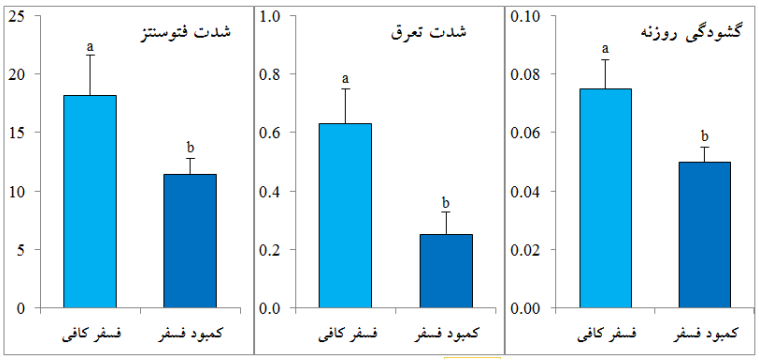
جدول ۱ غلظت (mg g^{-1} FW) رنگیزه‌های برگی و شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل شامل نسبت فلوئورسانس متغیر به پایه (F_v/F_0)، کارآیی بیشینه فتوسیستم II (F_v/F_m)، کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m)، خاموش شدگی فتوشیمیایی (qP) و غیرفتوشیمیایی (qN) در گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر به‌مدت شش هفته رشد کرده است. تفاوت مابین اعداد مربوط به هر شاخص که دارای حروف مشترک می‌باشند از نظر آماری معنی‌دار نمی‌باشد (p≤۰/۰۵ و n=٤).

تیمار فسفر	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئیدها	آنتوسیانین‌ها	فلاونوئیدها
تغذیه کافی فسفر	۱/۹۷±۰/۱۲ ^{a}	۰/٦٨±۰/۱۰ ^{a}	۱٥۱±۷ ^{a}	۳۰/۷±۲/۲۲ ^{a}	۰/۲۰±۰/۰۱۳
کمبود فسفر	۱/۸٦±۰/۱۲ ^{a}	۰/۷۷±۰/۰۷ ^{a}	۱٤۷±۱۱ ^{a}	۲۹/٤±٥/٦۳ ^{a}	۰/۲٥±۰/۰۳٤ ^{a}
	F_v/F_0	F_v/F_m	F'_v/F'_m	qP	qN
تغذیه کافی فسفر	٤/٤۲±۱/۲۸ ^{a}	۰/۸۳±۰/۰۰٥ ^{a}	۰/۸٤±۰/۰۱ ^{a}	۰/۹۸±۰/۱۳ ^{a}	۰/۱٤±۰/۰۷ ^{a}
کمبود فسفر	۳/٤۲±۱/٥۷ ^{a}	۰/۷۷±۰/۰۰۷ ^{b}	۰/۷٥±۰/۰۷ ^{b}	۰/۹۲±۰/۱۱ ^{a}	۰/۲۲±۰/۱۰ ^{a}

غلظت قندهای محلول در اندام هوایی تحت تأثیر کمبود فسفر کاهش یافت در حالی که در ریشه افزایش معنی‌داری نشان داد. غلظت نشاسته هر دو اندام در شرایط کمبود فسفر بیش از غلظت آن در شرایط تغذیه کافی فسفر بود. مشابه غلظت قندهای محلول، غلظت کل آمینواسیدهای آزاد در اندام هوایی و ریشه به کمبود فسفر پاسخ متفاوتی دادند. انباشتگی آمینواسیدهای آزاد در اندام هوایی ولی کاهش معنی‌دار آن در ریشه همراه با کاهش غلظت پروتئین‌های محلول در اندام هوایی و افزایش غلظت آن در ریشه بود. در اندام هوایی آمینواسیدهای آزاد انباشته شد ولی غلظت پروتئین کاهش یافت درحالی‌که در ریشه عکس این پدیده رخ داد و کاهش آمینواسیدهای آزاد همراه با افزایش معنی‌دار در غلظت پروتئین های محلول بود (جدول ۲).

مطابق انتظار غلظت فسفر در هر دو اندام هوایی و ریشه تحت تاثیر کمبود فسفر کاهش معنی‌داری نشان داد (شکل ۳).

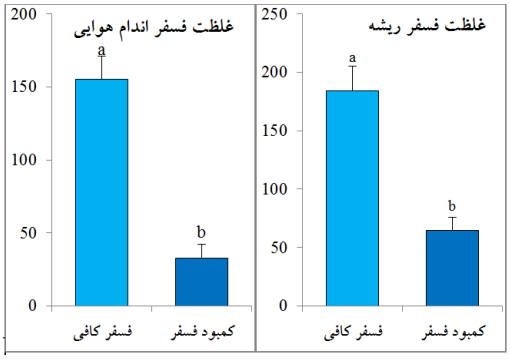
بررسی غلظت فسفر در برگ‌های با سن یکسان در طی دوره رشد در دو شرایط تغذیه کافی و کمبود نشان دهنده کاهش قابل توجه و مداوم غلظت فسفر در برگ های گیاهان دچار کمبود فسفر بود. برعکس، در شرایط تغذیه کافی فسفر، غلظت فسفر برگ‌ها افزایش یافت که نشان دهنده انتقال فسفر از ریشه به این برگ‌ها است (شکل ٤). تغییرات مشابهی در غلظت فسفر ریشه نیز مشاهده شد. کاهش غلظت فسفر ریشه در شرایط کمبود، به انتقال آن به اندام هوایی بدون جایگزینی از محیط مربوط بود. افزایش غلظت فسفر ریشه در شرایط تغذیه کافی مربوط به ادامه جذب از محیط بوده است که علی‌رغم انتقال هم‌زمان و قابل توجه به اندام هوایی که در افزایش غلظت برگ‌ها نیز منعکس شده بود، موجب انباشتگی فسفر در ریشه‌های گیاهان در شرایط تغذیه کافی فسفر شد (شکل ٤).



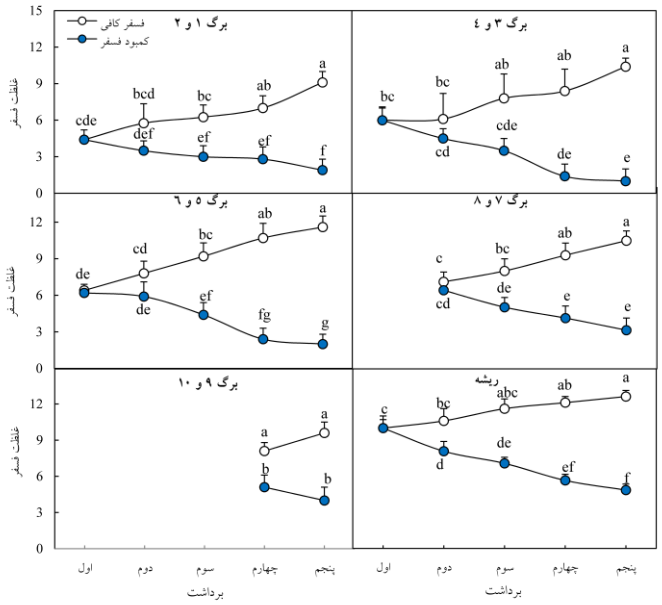
شکل ۲ شاخص‌های تبادل گاز برگ شامل شدت فتوسنتز (A) بر حسب μmol m^{-2} s^{-1}، تعرق (E) برحسب mmol m^{-2}s^{-1} و هدایت روزنه‌ای (g_s) بر حسب mol m^{-2} s^{-1} در گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر به‌مدت شش هفته رشد کرده است. تفاوت مابین ستون‌های مربوط به هر تیمار که دارای حروف مشترک می‌باشند از نظر آماری معنی‌دار نمی‌باشد (p≤۰/۰۵ و n=٤).

جدول ۲ غلظت ($mg\ g^{-1}\ FW$) قندهای محلول کل، نشاسته، آمینواسیهای کل و پروتئین‌های محلول کل در اندام هوائی و ریشه گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر به‌مدت شش هفته رشد کرده است. تفاوت مابین اعداد مربوط به هر شاخص که دارای حروف مشترک می‌باشند از نظر آماری معنی‌دار نمی‌باشد (p≤۰/۰۵ و n=٤).

تیمار فسفر	اندام هوایی			
	قندهای محلول	نشاسته	آمینواسیدهای آزاد	پروتئین‌های محلول
تغذیه کافی فسفر	٦٠/٠,٣±٤/٨٧ a	٣/٩٦±٠/٤٩ b	٠/٢٤±٠/٠١ b	١٦/٧٨±٢/٩٨ a
کمبود فسفر	٤٦/١٨±٤/٦٥ b	٥/٧٧±٠/٨١ a	٠/٤١±٠/٠٤ a	٨/٦١±١/١٥ b
	ریشه			
تغذیه کافی فسفر	٦٦/٤٤±٣/٣١ b	٧/٣٣±٠/٢٠ b	٠/٦٤±٠/٠٩ a	٧/٥٨±٠/٩٦ b
کمبود فسفر	٧٦/٤٣±٠/٥٧ a	٩/٥٤±٠/١٥ a	٠/٣٠±٠/٠٧ b	١٠/٠٦±٠/٣٦ a



شکل ۳ غلظت فسفر ($\mu g\ g^{-1}\ DW$) در اندام هوایی و ریشه گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر به‌مدت شش هفته رشد کرده است. تفاوت مابین ستون‌های مربوط به هر تیمار که دارای حروف مشترک می‌باشند از نظر آماری معنی‌دار نمی‌باشد (p≤۰/۰۵ و n=٤).



شکل ٤ تغییرات غلظت فسفر ($\mu g\ g^{-1}\ DW$) در برگ‌های با سن معین در طی دوره رشد در گیاه توتون (*Nicotiana rustica* L.) که در شرایط تغذیه کافی (۰/۲۵ میلی‌مولار) و کمبود (۰/۰۵ میلی‌مولار) فسفر به‌مدت شش هفته رشد کرده است. تفاوت مابین برداشت‌های مربوط به هر جفت برگ که دارای حروف مشترک می‌باشند از نظر آماری معنی‌دار نمی‌باشد (p≤۰/۰۵ و n=٤).

بحث

کاهش رشد و تولید ماده خشک از ویژگی‌های مهم گیاهان در شرایط کمبود تغذیه‌ای به‌ویژه عناصر پرمصرف است. با این‌حال علاوه بر کاهش رشد، علایم برگی نیز که ویژه هر عنصر بوده و ندرتا در بین گونه‌های مختلف تفاوت قابل توجهی دارد، برای تشخیص کمبودهای تغذیه‌ای کاربرد دارد. برخلاف کمبود سایر عناصر پرمصرف مانند ازت و منیزیم که به‌دلیل تاثیر روی بیوسنتز کلروفیل و یا شرکت به‌عنوان یک عنصر ساختاری، موجب کاهش مقدار کلروفیل و زرد شدگی برگ‌ها می‌شوند، کمبود فسفر مانند آنچه در بررسی حاضر مشاهده شد، تاثیری روی غلظت این رنگیزه نداشته و حتی در برخی گیاهان موجب افزایش آن می‌شود [۷]. کمبود فسفر برخلاف کمبود ازت و یا منیزیم تاثیری روی مسیر بیوسنتز کلروفیل نداشته و برعکس به‌دنبال کاهش سطح و وزن برگ، انباشتگی این رنگیزه نیز در گیاهان دچار کمبود فسفر رایج است. کمبود فسفر در بسیاری از گیاهان موجب کاهش سطح برگ و افزایش غلظت آنتوسیانین‌ها می‌شود و بنابراین تبدیل رنگ سبز برگ‌ها به بنفش از علایم همگانی کمبود فسفر است [۷]. در این بررسی، هرچند سطح برگ‌ها کوچکتر از گیاهان شاهد بود ولی تغییر رنگ برگ به بنفش که ناشی از انباشتگی آنتوسیانین‌ها باشد، مشاهده نشد. برعکس، لکه‌های برگی به‌صورت نکروزهای موضعی آن هم در شرایط بسیار شدید کمبود که در بررسی اولیه برای ارزیابی سطح تحمل گیاه انجام شده و فسفر به‌طور کامل از محیط رشد حذف شده بود، مشاهده گردید.

کمبود فسفر موجب تغییرات معنی‌داری در واکنش‌های فتوشیمیایی برگ شد که به‌خوبی در شاخص‌های فلوئورسانس کلروفیل منعکس گردید. کاهش نسبت F_v/F_m بیانگر آسیب جدی به دستگاه فتوسنتزی و کاهش F'_v/F'_m نشان دهنده افت انتقال الکترون به سمت واکنش‌های فتوسنتزی است [۲۰]. تاثیر فسفر بر روی واکنش‌های فتوشیمیایی می‌تواند عمدتا به‌صورت غیر مستقیم باشد. کمبود فسفر موجب توقف کم و بیش در واکنش‌های تاریکی فتوسنتز که از نظر آنزیمی و کوآنزیمی به فسفر به‌عنوان یک عنصر ساختاری وابسته می باشند، می‌گردد [۷ و ۲۱] و این امر موجب تولید الکترون‌های مازاد و خاموش نشده به دلیل کاهش کارآیی عملی فتوسیستم II (F'_v/F'_m) می‌شود. در این شرایط برگ‌ها با افزایش واکنش‌های غیرفتوشیمیایی (qN) موجب خاموشی الکترون‌های پرانرژی از طریق تبدیل به انرژی گرمایی و کاهش آسیب آن‌ها به دستگاه فتوسنتزی می‌شوند [۹ و ۱۲]. داده‌های فلوئورسانس کلروفیل در این بررسی نشان داد که افزایش خاموش شدگی غیرفتوشیمیایی نسبتا جزئی و بنابراین قادر به مهار الکترون های مازاد نبوده که نتیجه آن کاهش F_v/F_m و آسیب فتوسیستم II بوده است. از طرف دیگر بسته شدن روزنه‌ها، مشابه آن‌چه در شرایط تنش خشکی نیز رخ می‌دهد، برگ را دچار کمبود دی اکسید کربن می‌نماید که به‌نوبه خود دلیل دیگری برای کاهش سرعت واکنش‌های تاریکی و افزایش الکترون‌های مازاد و آسیب دستگاه فتوسنتزی است.

کاهش تثبیت خالص دی اکسید کربن در گیاه توتون در شرایط کمبود فسفر که در این آزمایش مشاهده شد، می‌تواند هم به‌دلیل محدودیت روزنه‌ای (کاهش هدایت روزنه‌ای) و هم غیر روزنه‌ای (کاهش واکنش‌های فتوشیمیایی) باشد. کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط کمبود فسفر عمدتا به کاهش فعالیت تلمبه‌های پروتون در گیاهان دچار کمبود فسفر نسبت داده شده است که به‌نوبه خود موجب کاهش ورود اسموتیکوم هایی چون یون پتاسیم شده و روزنه‌ها در طی روز عمدتا در حالت بسته و یا نیمه باز باقی می‌مانند [۲۱]. افت فعالیت آنزیم های مسئول واکنش‌های تاریکی و نیز مهار واکنش‌های فتوشیمیایی (چنانچه در بالا به آن اشاره گردید) از دیگر دلایل کاهش تثبیت دی اکسیدکربن محسوب می‌شود. باید توجه داشت که کاهش تعرق در گیاهان دچار کمبود فسفر، می‌تواند در حفظ روابط آبی این گیاهان موثر باشد، زیرا در گیاهان دچار کمبود فسفر هدایت هیدرولیک ریشه و توانایی جذب و هدایت آب در این اندام کاهش می‌یابد [۳۳]. اخیرا اثبات شده است که بسیاری از تغییرات ایجاد شده در شرایط کمبود فسفر از جمله افزایش ریشه‌های خوشه‌ای و کاهش هدایت هیدرولیک ریشه و توانایی جذب و هدایت آب به ساقه با مقدار و عملکرد هورمون‌های سیتوکینین و جیبرلین مرتبط می‌باشد [۲۲].

انباشتگی فرآورده‌های فتوسنتزی در کمبودهای تغذیه‌ای رایج است. در بسیاری از گونه‌ها، نه تنها نشاسته بلکه قندهای محلول نیز در شرایط کمبود فسفر در برگ‌های منبع انباشته می‌شوند که به‌دلیل کاهش مصرف (به‌دلیل کاهش رشد و افت تقاضا) در محل مخزن و هم‌چنین کاهش بارگیری عناصر

فلوئمی (به‌دلیل کاهش ATP) رخ می‌دهد [۲۱]. 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 گونه‌ها مثل ذرت، گندم، چغندر و لوبیا دیده شده است [۱۳]، رشد ریشه در گیاه توتون تحت کمبود فسفر افزایش نیافت. رشد بیشتر ریشه و افزایش طول آن در شرایط کمبود فسفر، می‌تواند موجب افزایش قابل توجه در توانایی جذب فسفر از خاک باشد، زیرا فسفر (مشابه پتاسیم و روی) عنصری است که حرکت آن در خاک عمدتا وابسته به انتشار بوده و در نتیجه رشد و توسعه ریشه نقش مهمی در افزایش دسترسی فضایی گیاه به این عنصر دارد [۱۹]. مشاهده شده است که انتقال بیشتر فرآورده های فتوسنتزی به ریشه در شرایط کمبود فسفر موجب توسعه بیشتر این اندام در بسیاری از گونه‌ها می‌شود [۱۳]. نتایج بررسی حاضر در گیاه توتون نشان داد که هرچند انتقال فرآورده‌های فتوسنتزی در گیاهان دچار کمبود فسفر بیشتر از گیاهان تغذیه شده با فسفر کافی است، ولی به‌دلیل عدم افزایش رشد ریشه، این فرآورده‌ها در ریشه انباشته شده اند. هم‌چنین نتایج پیشنهاد می‌کنند که بخشی از قند انتقال یافته به ریشه، به نشاسته تبدیل شده است. اخیرا نشان داده شده است که افزایش غلظت قندهای محلول در ریشه تحت شرایط کمبود فسفر در لوبیا و آرابیدوپسیس به‌عنوان علامت دهنده‌های مسیر ترارسانی عمل نموده و باعث تحریک گسترش ریشه‌ها می‌شود [۱٤]. هر چند در این آزمایش، افزایش معنی‌دار غلظت قندهای محلول در ریشه تحت شرایط کمبود فسفر، تاثیر معنی دار بر گسترش و وزن ریشه‌ها نداشت.

مشابه آن‌چه در مورد نشاسته مشاهده گردید، آمینواسیدهای آزاد نیز در اندام هوایی گیاهان دچار کمبود فسفر انباشته گردید. کاهش سنتز پروتئین در شرایط کمبود فسفر [۷] می‌تواند یکی از دلایل این انباشتگی محسوب شود. انباشتگی آمینواسیدهای آزاد در کمبود ازت، پتاسیم و فسفر گزارش شده [۲۸] و به مهار متابولیسم در شرایط کمبود نسبت داده شده است. البته غلظت تمام انواع آمینواسیدها به‌صورت برابر افزایش نمی‌یابد و در این میان افزایش گلوتامین و آرژینین بیش از سایر آمینواسیدها و آمیدها در کمبود فسفر رایج است [۲۸]. پاسخ ریشه از پاسخ اندام هوایی متمایز بود و غلظت آمینواسیدهای آزاد در شرایط کمبود کاهش و هم‌زمان پروتئین‌های محلول افزایش یافت. افزایش غلظت پروتئین‌های محلول الزاما به معنی افزایش سنتز آن‌ها نیست و ممکن است به‌دلیل کاهش رشد ریشه بیش از کاهشی که در سنتز پروتئین رخ داده است، باشد. از سوی دیگر کاهش غلظت آمینواسیدهای آزاد می‌تواند به‌دلیل کاهش جذب و تحلیل نیترات در ریشه به‌خاطر کاهش فعالیت نیترات ردوکتاز در شرایط کمبود فسفر باشد [۲۹]. دلیل دیگر کاهش غلظت آمینواسیدهای آزاد در ریشه احتمالا تغییر متابولیسم آن‌ها در جهت افزایش قندهای محلول می‌باشد. قندهای محلول تولید شده در جهت تولید مالات و دیگر اسیدهای آلی مصرف می‌شوند که این اسیدهای تولید شده از ریشه ترشح شده و با انحلال انواع کم محلول فسفات، باعث افزایش فراهمی و جذب فسفر می‌شوند [۳۱].

گیاهان قادر به بازانتقالی عناصری که قبلا جذب شده و در برگ‌های بالغ انباشته شده‌اند، می‌باشند. باز انتقالی عناصر از برگ‌های مسن (با نیاز کمتر) به برگ‌های جوان و در حال رشد (با نیاز بیشتر به این عناصر) رخ می‌دهد [۱۸ و ۲۷]. بازانتقالی عناصر در فلوئم انجام می‌گیرد و در مورد فسفر، احتمالا ناقلین ویژه‌ای عمل بارگیری آن را از منبع انجام می‌دهند [٤ و ۲٦]. در بررسی حاضر، با استفاده از روش برداشت‌های مکرر، تغییر در غلظت فسفر در برگ‌هایی با سن معین دنبال شده و مشابه گزارش‌های دیگر [۱]، کاهش در غلظت فسفر با مسن‌تر شدن برگ‌های فوق و ظهور برگ‌های جدیدتر، به بازانتقالی این عنصر به مراکز رشد جدید نسبت داده شد. نتایج بررسی حاضر نشان داد که باز انتقالی فسفر منحصرا در شرایط کمبود رخ می‌دهد و در شرایط تغذیه کافی، غلظت فسفر در طی دوره رشد افزایش می‌یابد که به‌دلیل انتقال فسفر از ریشه به این برگ‌ها است. باز انتقالی بسیاری از عناصر از جمله ازت و پتاسیم در طی پیری طبیعی برگ‌ها تشدید می‌شود و در گیاهان پایا این عناصر قبل از ریزش برگ به سمت اندام‌های دائمی حرکت و در آن‌ها ذخیره می‌شوند [۱۸]. با این‌حال، بازانتقالی تعدادی از عناصر از جمله روی وابسته به پیری برگ نبوده و در صورت وقوع شرایط کمبود، از برگ‌های جوان که گسترش خود را کامل نکرده و هنوز به‌عنوان صادر کننده (منبع) فرآورده های فتوسنتزی عمل نمی‌کنند نیز، اتفاق می‌افتد [٦].

در یک نتیجه‌گیری کلی می‌توان گفت که گیاه توتون برای افزایش سازگاری با شرایط کمبود فسفر، طیف گسترده‌ای از

تغییرات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی از قبیل افزایش غلظت آمینواسیدهای آزاد در اندام هوایی، افزایش غلظت قندهای محلول در ریشه، کاهش سرعت تعرق و افزایش بازانتقالی فسفر از برگ‌های پیر به‌عنوان منبع به برگ‌های جوان‌تر را متحمل شد ولی با وجود همه این تغییرات، نتوانست کمبود فسفر در سطح ۰/۰۵ میلی‌مولار را تحمل کند و شدت تثبیت دی اکسید کربن در این گیاه به‌دلیل محدودیت روزنه‌ای (کاهش هدایت روزنه‌ای) و هم غیر روزنه‌ای (کاهش واکنش های فتوشیمیایی) کاهش یافت و در نهایت منجر به افت قابل ملاحظه وزن خشک اندام هوایی و ریشه و طول ریشه گردید.

منابع

1. Akhtar MS, Oki Y, Adachi T (2008) Genetic variability in phosphorus acquisition and utilization efficiency from sparin glysoluble P-sources by Brassica cultivars under P-stress environment. *Journal of Agronomy and Crop Science* **194**: 380–392.

2. Akhtar MS, Oki Y, Adachi T (2009) Mobilization and acquisition of sparingly soluble P-sources by Brassica cultivars under P-starved environment I. Differential growth response, P-efficiency characteristics and P-remobilization. *Journal of Integrative Plant Biology* **51**(11): 1008–1023.

3. Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* **72**: 248–254.

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

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

6. Salehi SY and Hajiboland R (2008) A high internal phosphorus use efficiency in tea (*Camellia sinensis* L.) plants. *Asian Journal of Plant Sciences* **10**: 30–36.

7. Hawkesford M, Horst W, Kichey T, Lambers H, Schjoerring J, Skrumsager I, White P (2012) Function of Macronutrients. In: Marschner P (eds.), Marschner's Mineral Nutrition. Oxford, UK, Elsevier Ltd..

8. Hoagland DR, Arnon DI (1950) The Water Culture Method for Growing Plants Without Soil. California Agricultural Experimental Station Circular 347, Berkeley, CA.

9. Huang H, Zhang Q, Zhao L (2010) Lutein plays a key role in the protection of photosynthetic apparatus in Arabidopsis under severe oxidative stress? *Pakistan Journal of Botany* **42**: 2765–2774.

10. Hwang M, Ederer GM (1975) Rapid hippurate hydrolysis method for presumptive identification of group B streptococci. *Journal of Clinical Microbiology* **1**: 114–115.

11. Jaiswal PC (2004) Soil, Plant and Water Analyses. Indhiana, India, Kalyani Publishers.

12. Krause GH, Jahns P (2004) Non-Photochemical Energy Dissipation Determined by Chlorophyll Fluorescence Quenching: Characterization and Function. In: Papageorgiou GC, Govindjee P (eds.), Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. Dordrecht, Netherlands, Springer.

13. Lambers H, Shane MW (2007) Role of Root Clusters in Phosphorus Acquisition and Increasing Biological Diversity in Agriculture. In: Spiertz JHJ, Struik PC, Van Laar HH (eds.), Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations. Dordrecht, Netherlands, Springer .

14. Lei MG, Liu YD, Zhang BC (2011) Genetic and genomic evidence that sucrose is a global regulator of plant responses to phosphate starvation in Arabidopsis. *Plant Physiology* **156**: 1116–1130.

15. Lichtenthaler HK, Wellburn AR (1985) Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf in different solvents. *Biochemical Society Transactions* **11**: 591–592.

16. Lynch JP (2011) Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant Physiology* **156**: 1041–1049.

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

18. Marschner I, Kirby EA Cakmak I (1996) Effect of mineral nutrition status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *Journal of Experimental Botany* **47**: 1255–1263.

19. Marschner P, Rengel Z (2012) Nutrient Availability in Soils. In: Marschner P (eds.). Mineral Nutrition of Higher Plants. San Diego, USA, Elsevier.

20. Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**: 659–668.

21. Niu YF, Chai RS, Jin JL, Wang H, Tang CX, Zhang YS (2013) Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. *Annals of Botany* **112**: 391–408.

22. ÓRourke JA, Yang SS, Miller SS, Bucciarelli B, Liu J, Rydeen A, Bozsoki Z, Uhde-Stone C, Tu ZJ, Allan D, Gronwald JW, Vance CP (2013) An RNA-seq transcriptome analysis of orthophosphate-deficient white lupin reveals novel insights into phosphorus acclimation in plants. *Plant Physiology* **161**: 705–24.

23. Plaxton WC, Tran HT (2011) Metabolic adaptations of phosphate-starved plants. *Plant Physiology* **156**: 1006–1015.

24. Plessi M, Bertelli D, 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.

25. Raghothama KG, Karthikeyan AS (2005) Phosphate acquisition. *Plant Soil* **274**: 37–49.

26. Raghothama KG (2000) Phosphate transport and signaling. *Current Opinion in Plant Biology* **3**: 182–187.

27. Rose TJ, Rose MT, Pariasca-Tanaka J, Heuer S, Wissuwa M (2011) The frustration with utilization: Why have improvements in internal phosphorus utilization efficiency in crops remained so elusive? *Plant Nutrition Frontiers* **2**: 71–76.

28. Ruamrungsri S, Ohyama T, Konno T, Ikarashi T (1996) Deficiency of N, P, K, Ca, Mg, or Fe mineral nutrients in *Narcissus* cv.' Garden Giant'. *Soil Science & Plant Nutrition* **42**: 809–820.

29. Ruiz JM, Rivero RM, Garcia PC, Baghour M, Romero L (1999) Role of $CaCl_2$ in nitrate assimilation in leaves and roots of tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.). *Plant Science* **141**: 107–115.

30. Sarikurkcu C, Tepe B, Yamac M (2008) Evaluation of the antioxidant activity of four edible mushrooms from the Central Anatolia, Eskisehir - Turkey: *Lactarius deterrimus*, *Suillus collitinus*, *Boletus edulis*, *Xerocomus chrysenteron*. *Bioresource Technology* **99**: 6651–6655.

31. Toyota K, Koizumi N, Sato F (2003) Transcriptional activation of phosphoenolpyruvate carboxylase by phosphorus deficiency in tobacco. *Journal of Experimental Botany* **384**: 961–969.

32. Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003) Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants securing a non-renewable resource. *New Phytologist* **157**: 423–457.

33. Wittenmayer L, 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.

Effect of phosphorus deficiency on growth, photosynthesis and P retranslocation in *Nicotiana rustica*

Ghader Habibi[1*], Zienab Sadegpoor[2] and Roghieh Hajiboland[2]

[1] Department of Biology, Payame Noor University, PO BOX 19395-3697 Tehran, Iran

[2] Plant Science Department, University of Tabriz, 51666-14779 Tabriz, Iran

Abstract

The influence of sufficient (0.25 mM) and deficient (0.05 mM) phosphorus (P) supply levels was investigated on some physiological parameters in hydroponically grown *Nicotiana rustica*. Phosphorus deficiency decreased net CO_2 assimilation rate and stomatal conductance, and led to reduction of shoot and root dry mass. Phosphorus deficiency decreased maximal quantum yield of photosystem II (F_v/F_m), because of stomatal closure without enhancement of protective pigments, such as carotenoids and anthocyanins. Phosphorus -deficient plants showed an increase in free amino acids concentration in the leaves, followed by a reduction of protein content. In the roots, P deficiency caused a significant accumulation of soluble sugars, however, this response did not alter root architecture. Under P deficiency conditions, mature leaves showed a large net P export into the young growing leaves. Under sufficient conditions, in contrast, retranslocation of P did not occur and mature leaves accumulated P as the result of root-shoot translocation in the absence of retranslocation. Our results indicated that limiting P supply for 42 days in tobacco plants exerted some adaptive responses such as accumulation of sugars, reduction of transpiration and higher rate of P retranslocation. However, these mechanisms could not ameliorate the negative effect of P deficiency on the net CO_2 assimilation rate and plants dry matter production.

Keywords: Free amino acids, net CO_2 assimilation rate, phosphorus deficiency, retranslocation, tobacco.

* Corresponding author, Email: gader.habibi@gmail.com