تأثیر تنش خشکی بر خصوصیات فتوسنتزی، ترکیبات فنلی و ظرفیت مهار رادیکال‌های فعال ژنوتیپ‌های مختلف نخود (*Cicer arietinum* L.) در محیط آبکشت

محمد زارع مهرجردی[۱]، عبدالرضا باقری[۱]، احمدرضا بهرامی[۲]، جعفر نباتی[۳*] و علی معصومی[۴]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۰/۹/۲۲ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۱۲/۹)

چکیده

کاهش فتوسنتز مهم‌ترین دلیل افت تولید در شرایط تنش خشکی به حساب می‌آید. به همین منظور، مطالعه‌ای با هدف بررسی تأثیر تنش خشکی بر تبادلات گازی، کلروفیل فلورسانس، رنگدانه‌های فتوسنتزی، پایداری غشاء، ترکیبات فنلی و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی برگ‌ها و ارتباط آنها با تحمل به خشکی در ۱۲ ژنوتیپ نخود پس از اعمال تنش به‌مدت دو هفته انجام گرفت. آزمایش به‌صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد که در آن تیمارهای تنش (۳- و ۶- بار) به‌عنوان کرت اصلی و ژنوتیپ‌ها به‌عنوان کرت فرعی در نظر گرفته شدند. نتایج نشان داد که با افزایش شدت تنش خشکی، میزان فتوسنتز، تبخیر و تعرق، کارآیی مصرف آب، کلروفیل a، کلروفیل b، فنل کل و شاخص پایداری غشاء کاهش معنی‌داری پیدا کردند. در مقابل، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و ظرفیت مهار رادیکال‌های آزاد برگ با افزایش شدت تنش خشکی تغییر معنی‌داری پیدا نکردند. از نظر صفات مورد ارزیابی، تنوع زیادی بین ژنوتیپ‌ها مشاهده شد. به‌طوری‌که ژنوتیپ MCC753 بیشترین میزان فتوسنتز، تبخیر و تعرق، کلروفیل b و شاخص پایداری غشاء، ژنوتیپ MCC783 بیشترین کارآیی مصرف آب، ژنوتیپ MCC759 بیشترین میزان فنل کل برگ و ژنوتیپ MCC760 بیشترین ظرفیت مهار رادیکال‌های آزاد را داشتند. بررسی همبستگی بین صفات نشان داد که بین فتوسنتز و تبخیر و تعرق با مقدار نسبی آب برگ و مقدار ماده خشک همبستگی مثبت و معنی‌داری وجود دارد. در کل، تنش خشکی به‌صورت مستقیم از طریق کاهش هدایت روزنه‌ها و به‌صورت غیرمستقیم از طریق ایجاد تنش اکسیداتیو و در نتیجه تخریب رنگدانه‌های فتوسنتزی و غشای سلولی می‌تواند به کاهش فتوسنتز در ژنوتیپ‌های نخود منجر شود. در این آزمایش، در فتوسنتز بالای محدوده پنج میکرومول بر مترمربع، کاهش هدایت روزنه‌ای و در زیر این محدوده، کاهش پایداری غشاء و تخریب کلروفیل a در میان صفات اندازه‌گیری شده نقش مؤثرتری در میزان فتوسنتز داشتند.

واژه‌های کلیدی: آنتی‌اکسیدان، عملکرد کوانتومی، کلروفیل

۱. گروه بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد

۲. گروه علوم، دانشکده علوم، دانشگاه فردوسی مشهد

۳. گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد

۴. دانشکده کشاورزی، دانشگاه پیام‌نور خراسان رضوی

* : مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: jafarnabati@gmail.com

مقدمه

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل کاهش بهره‌وری تولید محصولات کشاورزی در سراسر جهان و هم‌چنین ایران به شمار می‌رود (٤٤). افزایش تحمل گیاهان زراعی به این تنش برای حفظ عملکرد در مناطقی که دارای فصل خشک هستند از اهمیت زیادی برخوردار می‌باشد. بنابراین، بهبود تحمل طولانی‌تر به تنش خشکی در گیاهان زراعی، هدف اصلی بسیاری از برنامه‌های به‌نژادی به منظور افزایش تولید در این مناطق بوده است (٤٥). مطالعات زیادی به منظور شناسایی صفات فیزیولوژیک که بتوان از آنها به‌عنوان یک شاخص گزینشی برای تحمل به خشکی استفاده کرد انجام شده است (۱۴ و ۳۴).

مکانیزم‌های مختلفی وجود دارد که در تحمل به خشکی گیاهان نقش دارند، ولی درجه اهمیت آنها هنوز چندان مشخص نیست (٤٣). فتوسنتز جزو اولین فرآیندهایی است که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد (۱۷). در شرایط تنش خشکی، با کاهش مقدار آب قابل دسترس، فتوسنتز کاهش یافته و متعاقب آن تولید ماده خشک گیاه نیز کاهش می‌یابد (۳۰). مشخص شده که کاهش مقدار فتوسنتز در شرایط تنش خشکی تحت تأثیر عوامل وابسته به روزنه و هم‌چنین عوامل غیر وابسته به روزنه، از جمله محدودیت‌های متابولیک رخ می‌دهد (۲۳، ۲۴ و ۳۱). در شرایط تنش خشکی، میزان دی‌اکسید کربن قابل دسترس برای فتوسنتز به‌واسطه کاهش هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی کاهش می‌یابد (۲۳ و ۲۴). از طرف دیگر، کاهش مقدار تولید و ایجاد وقفه در فرآیند چرخه تثبیت کربن به ایجاد محدودیت متابولیک و در ادامه به کاهش فتوسنتز منجر می‌شود (۳۱). به‌علاوه، تنش خشکی می‌تواند باعث ایجاد تنش اکسیداتیو شود (۱۸) که این فرآیند می‌تواند نقش ویژه‌ای در تخریب سامانه فتوسنتزی، تخریب غشای سلولی و کلروپلاستی (۴۹)، کاهش مقدار رنگدانه‌های کلروفیل a و b (۲۷) و متعاقب آن کاهش توانایی فتوسنتز ایفا کند (۴۱). در این راستا، گیاهان قادرند با تولید ترکیبات آنتی‌اکسیدانی نظیر ترکیبات فنلی و کارتنوئیدها از ساختارهای سلولی خود در برابر رادیکال‌های فعال تولید شده در شرایط تنش محافظت کنند (۱۲).

نخود (*Cicer arietinum* L.) به‌عنوان یکی از حبوبات مهم، جایگاه ویژه‌ای در سبد غذایی مردم خاورمیانه دارد. براساس آمار فائو (۲۱)، ایران با وجود داشتن سومین سطح زیر کشت در میان ۵۱ کشور تولیدکننده نخود، از نظر میزان تولید در واحد سطح در مقام چهل و نهم قرار گرفته است. از آنجایی که این محصول در ایران در اواخر زمستان و اوایل بهار و بیشتر به‌صورت دیم کشت می‌شود به‌دلیل برخورد دورهٔ زایشی گیاه با شرایط نامناسب محیطی و کاهش نزولات جوی، به‌طور چشم‌گیری از عملکرد آن کاسته می‌شود (۴). به‌نظر می‌رسد گزینش و اصلاح ارقامی که از مقاومت به خشکی بهتری برخوردار باشند می‌تواند در افزایش عملکرد این محصول در کشور مؤثر باشد. در ارتباط با گزینش ارقام متحمل به خشکی در نخود مطالعات مختلفی صورت گرفته و در مواردی گزینش برای ارقام زودرس با موفقیت همراه بوده است. مشخص شده که تنش خشکی می‌تواند به کاهش مقدار فتوسنتز، تبخیر و تعرق و مقدار کلروفیل در برگ نخود منجر شود (۵۰).

تبادلات گازی (۹)، مقدار فلورسانس کلروفیل (۲۹) و مقدار محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی (۱۶) صفاتی هستند که می‌توان از آنها جهت بررسی تأثیر تنش خشکی بر سامانه فتوسنتزی گیاه استفاده کرد. علی‌رغم این‌که تأثیر تنش خشکی بر صفات فوق در مطالعات مختلف مورد بررسی قرار گرفته است، با این حال کمتر به تنوع پاسخ این صفات به تنش خشکی در بین ژنوتیپ‌ها پرداخته شده است. در این ارتباط، تعدادی از مطالعات نشان داده که برخی از این خصوصیات نمی‌توانند به‌عنوان یک معیار گزینشی مناسب برای ارزیابی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی به‌کار گرفته شوند (۹ و ۳۹). به خاطر اثرهای چندگانه خشکی بر فتوسنتز، به نظر می‌رسد که بررسی کارآیی هر یک از این روش‌ها برای انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی در نخود ضروری باشد. این مطالعه با هدف بررسی تأثیر تنش خشکی بر تبادلات گازی، کلروفیل فلورسانس، مقدار

رنگدانه‌های فتوسنتزی، پایداری غشاء، مقدار ترکیبات فنلی و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی برگ‌ها و ارتباط آنها با تحمل به خشکی در ۱۲ ژنوتیپ نخود انجام گرفت.

مواد و روش‌ها

براساس نتایج آزمایش‌های مزرعه‌ای سکسینا و همکاران (۴۶)، صداقت خواهی (۲) و گنجعلی و همکاران (۳)، ۱۲ ژنوتیپ نخود متنوع از لحاظ عکس‌العمل به تنش خشکی انتخاب و بذر آنها از بانک بذر حبوبات پژوهشکده علوم گیاهی دانشگاه فردوسی مشهد تهیه شد (جدول ۱). بذرهای سالم و بدون شکستگی، پس از شستشوی سطحی با آب، به‌مدت یک هفته روی کاغذ صافی مرطوب شده با آب مقطر در پتری دیش‌هایی با قطر نه سانتی‌متر جوانه‌دار شدند. این گیاهچه‌ها به منظور رشد و اعمال تیمار به محیط آبکشت در گلخانه منتقل شدند. سیستم آبکشت مورد استفاده شامل لوله‌هایی از جنس پلی‌وینیل کلراید (PVC) با قطر شش سانتی‌متر و طول ۱/۵ متر بود، که با فاصله ۵۰ سانتی‌متر از یکدیگر به‌صورت افقی قرار گرفتند. روی این لوله‌ها منافذی با فاصله ۱۰ سانتی‌متر از یکدیگر تعبیه شد که گیاهچه‌های تولید شده در این منافذ مستقر شدند. هر یک از لوله‌ها با سه لیتر محلول غذایی هوگلند پر و هر ۱۴ روز یک‌بار تا پایان آزمایش این محلول تعویض شد. چهار هفته پس از انتقال گیاهچه‌ها به محیط آبکشت، تیمار تنش خشکی با استفاده از پلی‌اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ و براساس معادله میشل کافمن (۳۸) در دو سطح اسمزی ۳- و ۶- بار در محیط کشت اعمال شد. جهت جلوگیری از وارد شدن تنش شدید، تنش به‌صورت تدریجی و با نرخ ۰/۵ بار در روز برای تیمار ۳- و یک‌بار در روز برای تیمار ۶- به‌مدت شش روز اعمال شد. آزمایش به‌صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام گرفت که در آن تیمارهای تنش به‌عنوان کرت اصلی و ژنوتیپ‌ها به‌عنوان کرت فرعی توزیع شدند. دو هفته پس از اعمال تیمارها، مقدار تبادلات گازی و کلروفیل فلورسانس در تیمارها اندازه‌گیری و سپس برداشت اندام هوایی و ریشه‌ها انجام شد و هم زمان جهت اندازه‌گیری رنگدانه‌های فتوسنتزی، ظرفیت آنتی‌اکسیدانی، فنل کل و تعیین شاخص پایداری غشاء نمونه‌هایی از برگ تهیه شد.

میزان فتوسنتز و تبخیر و تعرق در جوان‌ترین برگ کاملاً توسعه یافته ژنوتیپ‌های نخود قبل از برداشت به‌وسیله دستگاه اندازه‌گیری فتوسنتز (مدل LCA4) تعیین شد. برای این منظور، مقدار شدت نور با استفاده از یک ماتریس نه عددی از LEDهای ۰/۳ وات منتشرکننده نور سفید در فاصله ۱/۵ سانتی‌متری در مقدار نور ۹۰۰ میکرومول بر مترمربع در سطح برگ تثبیت شد. کارآیی مصرف آب از طریق تقسیم مقدار فتوسنتز خالص بر تبخیر و تعرق محاسبه شد. مقدار عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در برگ‌های جوان کاملاً توسعه یافته با استفاده از دستگاه فلوریمتر OPTI (مدل OS1-FL) با سه نمونه‌گیری در تکرار اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری کلروفیل a و b از روش دری و همکاران (۱۹) استفاده شد. برای این منظور، ۱۰۰ میلی‌گرم برگ تازه از برگ‌های جوان کاملاً توسعه یافته جدا و استخراج رنگدانه‌ها با استفاده از متانول مطلق انجام شد. میزان جذب در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۵۳ و ۶۶۶ نانومتر با استفاده از اسپکتروفتومتر (Jenway UV-Visible Spectrophotometer Model 6305) انجام شد. در نهایت، براساس معادلات زیر، مقدار کلروفیل a و b و کارتنوئیدها محاسبه شد:

$$Ch_a = ۱۵/۶۵ \times A_{۶۶۶} - ۷/۳۴۰ \times A_{۶۵۳} \quad [۱]$$

$$Ch_b = ۲۷/۰۵ \times A_{۶۵۳} - ۱۱/۲۱ \times A_{۶۶۶} \quad [۲]$$

$$C_{(x+c)} = (۱۰۰۰ \times A_{۴۷۰} - ۱/۶۳ \times Ch_a - ۱۰۴/۹۶ \times Ch_b)/۲۲۱ \quad [۳]$$

که Ch_a کلروفیل a، Ch_b کلروفیل b و $C_{(x+c)}$ میزان کارتنوئیدها می‌باشند. برای اندازه‌گیری مهار فعالیت رادیکال DPPH (1,1-diphenyl-2-picrylhydrazyl) نمونه‌های برگ تازه وزن شده (۱۰۰ میلی‌گرم) و با استفاده از هموژنایزر در نیتروژن مایع و میکروتیوب در اتانول (۹۶٪) هموژنایز و به‌مدت ۲۴ ساعت در دمای چهار درجه سلسیوس نگهداری شدند.

جدول۱. ژنوتیپ‌های مورد استفاده در آزمایش و منشأ آنها

ردیف	شناسه در بانک بذر		منشأ	پاسخ به به خشکی در مطالعات زراعی	منبع
۱	MCC333	(Flip87-84c)	ایکاردا	متحمل	صداقت خواهی، ۱۳۸۶
۲	MCC537		ایران	متحمل	گنجعلی و همکاران، ۱۳۸۸
۳	MCC544		ایران	متحمل	گنجعلی و همکاران، ۱۳۸۸
۴	MCC674		ایران	حساس	گنجعلی و همکاران، ۱۳۸۸
۵	MCC753	(Sel96TH11439)	ایکاردا	حساس	صداقت خواهی، ۱۳۸۶
۶	MCC759	(Flip97-41c)	ایکاردا	حساس	گنجعلی و همکاران، ۱۳۸۸
۷	MCC760	(Flip97-43c)	ایکاردا	متحمل	گنجعلی و همکاران، ۱۳۸۸
۸	MCC770	(Flip97-91c)	ایکاردا	متحمل	گنجعلی و همکاران، ۱۳۸۸
۹	MCC773	(Flip97-97c)	ایکاردا	حساس	صداقت خواهی، ۱۳۸۶
۱۰	MCC783	Flip97-120c)	ایکاردا	حساس	گنجعلی و همکاران، ۱۳۸۸
۱۱	MCC806	(Flip97-196c)	ایکاردا	حساس	گنجعلی و همکاران، ۱۳۸۸
۱۲	MCC877	(ICC4958)	ایکریست	متحمل	سکسینا و همکاران، ۱۹۹۳

مواد جامد نامحلول با استفاده از سانتریفیوژ ۳۵۰۰g به‌مدت ۵ دقیقه جدا شدند. از عصاره به‌دست آمده برای اندازه‌گیری فعالیت آنتی اکسیدانی و فنل کل استفاده شد. مقدار ۲۰ میکرولیتر از محلول استخراجی با ۸۰۰ میکرولیتر از DPPH محلول در اتانول (۰/۵ میلی‌مولار) مخلوط شد و در نهایت میزان جذب در ۵۱۷ نانومتر پس از ۳۰ دقیقه تاریکی قرائت شد (۵). برای تعیین ظرفیت مهار فعالیت رادیکال DPPH از فرمول زیر استفاده شد:

– جذب نمونه شاهد)) =درصد تخریب رادیکال‌های فعال

۱۰۰× (جذب نمونه شاهد / (جذب نمونه مورد ارزیابی

[۴]

مقدار فنل کل با استفاده از روش معرف فولین شیکالتو تعیین شد (٤٨). بیست میکرولیتر از عصاره اتانولی، یک میلی‌لیتر آب مقطر و ۲۰ میکرولیتر معرف فولین شیکالتو به درون میکروتیوب‌های ۱/۵میلی‌لیتری اضافه شد. بعد از ۵ دقیقه، ۱۲۰ میکرولیتر کربنات سدیم (۲۰٪ وزنی حجمی) به محلول واکنش اضافه شد و بعد از ۳۰ دقیقه نگهداری در تاریکی میزان جذب در ۷۶۵ نانومتر قرائت شد. مقدار فنل کل با استفاده از منحنی استاندارد اسید گالیک محاسبه شد.

میزان پایداری غشاء از روش اندازه‌گیری میزان نشت الکتریکی برگ ارزیابی شد (۵۱). برای این منظور، نمونه‌های برگ درون آب مقطر با حجم ۲۰ میلی‌لیتر منتقل و به مدت ۲۴ ساعت در دمای اتاق نگهداری شدند. سپس میزان هدایت الکتریکی آب مقطر همراه نمونه به عنوان نشت اولیه اندازه‌گیری شد. نشت ثانویه نیز از طریق اندازه‌گیری میزان هدایت الکتریکی نمونه‌ها پس از حرارت دادن آنها به مدت یک ساعت در ۱۰۰ درجه سلسیوس تعیین گردید. شاخص پایداری غشاء از طریق رابطه زیر محاسبه شد:

۱۰۰× ((نشت ثانویه/ نشت اولیه)-۱)= شاخص پایداری غشاء

[۵]

برای تجزیه داده‌ها، تعیین روابط بین صفات و رسم نمودارها، از نرم‌افزارهای JMP، STATISTICA و Excel استفاده شد و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون دانکن و LSD انجام گرفت.

نتایج و بحث

بررسی تغییرات فتوسنتز در ژنوتیپ‌ها و تیمارهای مورد مطالعه نشان داد که با افزایش شدت تنش، میزان فتوسنتز ژنوتیپ‌های مورد مطالعه به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۲). به نحوی که در تیمار ۶- بار نسبت به شرایط شاهد به‌طور متوسط ۸۷٪ از مقدار فتوسنتز کاسته شد. از این نظر در بین ژنوتیپ‌ها نیز اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. در میان ژنوتیپ‌ها به‌طور میانگین در تیمارهای مورد مطالعه بیشترین مقدار فتوسنتز در ژنوتیپ MCC753 و کمترین مقدار در ژنوتیپ MCC770 ثبت شد. در تیمارهای شاهد، ژنوتیپ‌های MCC674 و MCC770 به‌ترتیب بیشترین و کمترین مقدار فتوسنتز را دارا بودند. به‌علاوه، نتایج نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها از نظر مقدار فتوسنتز تنوع بیشتری در تیمار تنش ۳- بار نسبت به ۶- بار وجود دارد. در این تیمار، بیشترین کاهش فتوسنتز به میزان ۹۳٪ نسبت به شاهد در ژنوتیپ MCC544 و کمترین کاهش به میزان ۱۰٪ در ژنوتیپ MCC333 رخ داد. این درحالی بود که نرخ کاهش فتوسنتز در تیمار ۶- بار نسبت به شاهد در ژنوتیپ‌ها بین ۷۰ تا ۱۰۰ درصد در نوسان بود (جدول ۲).

متناسب با تغییرات در مقدار فتوسنتز، مقدار تبخیر و تعرق برگ‌ها با افزایش شدت تنش به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. در این ارتباط، بین ژنوتیپ‌ها نیز اختلاف معنی‌داری وجود داشت. همانند فتوسنتز، به‌طور میانگین در تیمارهای مورد مطالعه بیشترین مقدار تبخیر و تعرق در ژنوتیپ MCC753 و کمترین مقدار در ژنوتیپ MCC770 رخ داد. اثرهای متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی نیز معنی‌دار ($P\leq ۰/۰۵$) بود. بیشترین و کمترین مقدار تبخیر و تعرق برگ در تیمار شاهد به‌ترتیب به ژنوتیپ‌هایMCC753 و MCC333 تعلق داشت. این تنوع پاسخ در میزان تبخیر و تعرق در تیمار شاهد می‌تواند بیانگر وجود تنوع از نظر تعداد و کارکرد روزنه‌ها در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه باشد. در میان ژنوتیپ‌ها، بیشترین و کمترین کاهش تبخیر و تعرق برگ در تیمارهای تنش نسبت به شاهد به‌ترتیب در ژنوتیپ‌های MCC760 و MCC773 مشاهده شد.

اگر چه روند کاهش کارآیی مصرف آب با افزایش شدت تنش مشاهده شد، اما این کاهش معنی‌دار نبود. با این وجود از نظر کارآیی مصرف آب بین ژنوتیپ‌ها اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. در تیمارهای مورد مطالعه، بیشترین مقدار کارآیی مصرف آب در ژنوتیپ MCC783 و کمترین مقدار در ژنوتیپ MCC877 مشاهده شد. اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی نیز در سطح ۵٪ معنی‌دار بود. کارآیی مصرف آب در برخی از ژنوتیپ‌ها مانند MCC537 و MCC783 با افزایش شدت تنش به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. اما در برخی دیگر از ژنوتیپ‌ها مانند MCC877 کارآیی مصرف آب با افزایش شدت تنش کاهش یافت (جدول ۲). بررسی مقدار عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در ژنوتیپ‌ها و تیمارهای مورد مطالعه نشان داد که اختلاف معنی‌داری از این نظر بین تیمارهای مورد مطالعه وجود ندارد. با این حال، بین ژنوتیپ‌ها و اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. از نظر عملکرد کوانتومی، ژنوتیپ MCC806 بیشترین و ژنوتیپMCC877 کمترین مقدار را به خود اختصاص دادند. با وجود برخی تغییرات در ژنوتیپ‌ها، در مجموع میزان تغییرات این عامل بسیار اندک بود (جدول ۳).

بررسی تغییرات رنگدانه‌های فتوسنتزی در پاسخ به تنش خشکی نشان داد که با افزایش شدت تنش به‌طور معنی‌داری از میزان رنگدانه‌های کلروفیل a و کلروفیل b کاسته شد (جدول ۴). اما تغییر در مقدار کارتنوئیدها معنی‌دار نبود (داده‌ها نشان داده نشده است). بین ژنوتیپ‌ها از نظر کلروفیل a اختلاف معنی‌دار مشاهده نشد. اما اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی در سطح ۵٪ معنی‌دار بود. بیشترین متوسط کاهش مقدار کلروفیل a در تیمارهای تحت تنش نسبت به تیمار شاهد با ۶۱٪ در ژنوتیپ MCC544 مشاهده شد. در مقابل، در ژنوتیپ MCC760 با وجود کاهش مقدار کلروفیل a در تیمار ۶- بار نسبت به شاهد، به‌طور متوسط ۱۶٪ افزایش در مقدار کلروفیل a در تیمارهای تحت تنش نسبت به شاهد رخ داد (جدول ۴). در تیمارهای مورد مطالعه، بر خلاف کلروفیل a، ژنوتیپ‌ها از نظر مقدار

جدول ۲. اثر تنش خشکی بر فتوسنتز (میکرومول بر مترمربع بر ثانیه)، تبخیر و تعرق (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) و کارآیی مصرف آب (میکرومول دی‌اکسید کربن تثبیت شده به میلی‌مول آب تبخیر شده) در ۱۲ ژنوتیپ نخود

ژنوتیپ	فتوسنتز			میانگین	تبخیر و تعرق			میانگین	کارآیی مصرف آب			میانگین
	شاهد	۳- بار	۶- بار		شاهد	۳- بار	۶- بار		شاهد	۳- بار	۶- بار	
MCC333	۸/۸۸	۷/۹۷	۱/۳۵	۶/۰۷bc	۱/۸۶	۰/۸۶	۰/۳۶	۱/۰۳c	۴/۵۷	۴/۵	۳/۲۱	۴/۰۹abc
MCC537	۱۶/۱۳	۵/۰۱	۳/۷۴	۸/۲۹ab	۴/۷۱	۱/۲۶	۰/۴۱	۲/۱۳ab	۳/۵۱	۳/۷۵	۹/۶۷	۵/۶۴ab
MCC544	۱۱/۴۷	۰/۷۶	۰/۱۱	۴/۱۱c	۳/۱۵	۰/۲۸	۰/۱۱	۱/۱۸bc	۳/۶۷	۳	۰/۷۵	۲/۴۷a-d
MCC674	۱۷/۱۹	۲/۷۵	۰/۶۲	۶/۸۵abc	۴/۳۸	۰/۵	۰/۱۴	۱/۶۷bc	۴/۰۳	۴/۴۸	۴/۷۸	۴/۴۳abc
MCC753	۱۵/۸۱	۴/۶۶	۷/۱۱	۹/۱۹a	۵/۳۳	۱/۳۸	۱/۱۸	۲/۶۳a	۲/۹۸	۳/۴	۴/۰۳	۳/۴۷a-d
MCC759	۱۰/۵۲	۲/۳۱	۰/۷۵	۴/۵۳bc	۲/۹۳	۰/۶۹	۰/۳۱	۱/۳۱bc	۴/۰۷	−۱/۷	۰/۳۳	۰/۹۰cd
MCC760	۱۱/۶۳	۱/۰۸	-۰/۱۹	۴/۱۷c	۳/۳	۰/۲۴	۰/۱۲	۱/۲۲bc	۳/۸۲	۳/۵۲	۰/۸۲	۲/۷۲a-d
MCC770	۷/۸۷	۱/۱۴	۰/۵۳	۳/۱۸c	۲/۲۵	۰/۲۹	۰/۳۴	۰/۹۶c	۴/۰۱	۳/۹	۰/۸۵	۲/۹۲a-d
MCC773	۱۰/۴۹	۶/۴۵	۰/۷۷	۵/۹۱bc	۲/۸۱	۲/۰۴	۰/۳۲	۱/۷۲bc	۳/۸۴	۲/۹۶	-۲/۱۲	۱/۵۶bcd
MCC783	۱۱/۴۳	۱/۷۳	۳/۰۵	۵/۴۰bc	۳/۰۵	۰/۵۶	۰/۴۲	۱/۳۴bc	۴/۰۳	۲/۳۳	۱۱/۸۳	۶/۰۶a
MCC806	۱۲/۳۴	۴/۷۲	۱/۱۵	۶/۰۷bc	۱/۹۲	۰/۹۲	۰/۳۸	۱/۰۷bc	۶/۷۶	۵/۰۳	۱/۲۹−	۳/۵۰abc
MCC877	۱۱/۱	۲/۴۱	-۰/۷۴	۴/۲۵bc	۳/۱۸	۰/۸۹	۰/۱۵	۱/۴۱bc	۳/۶۵	−۰/۹	−۴/۶۷	-۰/۶۴d
میانگین	۱۲/۰۷a	۳/۴۱b	۱/۵۲c	LSD=۵/۳	۳/۲۴a	۰/۸۲b	۰/۳۵c	LSD=۱/۲	۴/۰۸a	۲/۸۶a	۲/۳۵a	LSD=۶

مقایسه میانگین اثر مستقیم براساس آزمون چند دامنه دانکن در سطح ۵٪ انجام شد و مقدار LSD برای مقایسه میانگین اثر متقابل در سطح ۵٪ بود.

جدول ۳. اثر تنش خشکی بر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در ۱۲ ژنوتیپ نخود

ژنوتیپ	عملکرد کوانتومی فتوسیستم II			
	شاهد	۳- بار	۶- بار	میانگین
MCC333	۰/۶۶۲	۰/۶۶۸	۰/۶۱۵	۰/۶۴۸a
MCC537	۰/۶۳۷	۰/۶۶۳	۰/۶۵۸	۰/۶۵۲a
MCC544	۰/۶۲۸	۰/۶۴۴	۰/۶۴۷	۰/۶۴۰ab
MCC674	۰/۶۲۲	۰/۶۶	۰/۶۸۶	۰/۶۵۶a
MCC753	۰/۶۵۲	۰/۶۸۷	۰/۶۳۵	۰/۶۵۸a
MCC759	۰/۶۴۳	۰/۶۸۳	۰/۶۷۵	۰/۶۶۷a
MCC760	۰/۶۷۳	۰/۶۶۳	۰/۶۵۳	۰/۶۶۳a
MCC770	۰/۶۶۴	۰/۵۹۳	۰/۶۱۳	۰/۶۲۳ab
MCC773	۰/۶۷۵	۰/۶۹	۰/۶۴۵	۰/۶۷۰a
MCC783	۰/۶۴۷	۰/۶۹۲	۰/۶۷۲	۰/۶۷۰a
MCC806	۰/۶۸۶	۰/۶۸	۰/۶۵۳	۰/۶۷۳a
MCC877	۰/۶۷۱	۰/۴۵	۰/۶۳۳	۰/۵۸۵b
میانگین	۰/۶۵۵a	۰/۶۴۸a	۰/۶۴۹a	LSD=۰/۰۸

مقایسه میانگین اثر مستقیم براساس آزمون چند دامنه دانکن در سطح ۵٪ انجام شد و مقدار LSD برای مقایسه میانگین اثر متقابل در سطح ۵٪ بود.

کلروفیل b با هم اختلاف معنی‌دار داشتند. در این میان ژنوتیپ‌های MCC753 و MCC760 به‌ترتیب بیشترین و کمترین میزان کلروفیل b را به خود اختصاص دادند. بین ژنوتیپ‌ها افزایش معنی‌دار در مقدار کلروفیل b در دو ژنوتیپ MCC753 و MCC773 در تیمار تنش ۳- بار نسبت به شاهد مشاهده شد. درحالی‌که در دیگر ژنوتیپ‌ها مانند MCC877 این صفت در پاسخ به تنش خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۴). با این‌حال، نسبت مجموع مقدار کلروفیل b و کارتنوئیدها به مقدار کلروفیل a در پاسخ به تنش خشکی به نسبت شاهد به‌طور معنی‌داری افزایش پیدا کرد (جدول ۴). بین ژنوتیپ‌ها به‌طور متوسط در تیمارهای مورد مطالعه این نسبت در ژنوتیپ MCC773 بیشتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود. در این ارتباط بیشترین افزایش در این نسبت در تیمارهای تنش نسبت به تیمار شاهد با متوسط ۶۴٪ در ژنوتیپ MCC773 و کمترین افزایش در ژنوتیپ MCC760 مشاهده شد (جدول ۴).

میزان ترکیبات فنلی در پاسخ به تنش خشکی در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه کاهش معنی‌داری پیدا کرد. بین ژنوتیپ‌ها نیز از نظر میزان فنل کل اختلاف معنی‌دار وجود داشت. به‌طوری‌که در تیمارهای مورد مطالعه بیشترین مقدار فنل در ژنوتیپ MCC759 و کمترین مقدار در ژنوتیپ MCC770 مشاهده شد. بیشترین کاهش در مقدار فنل برگ به‌طور متوسط در تیمارهای تنش نسبت به شاهد در ژنوتیپ MCC783 مشاهده شد. در مقابل، این مقدار در ژنوتیپ MCC760 افزایش نشان داد. در این ارتباط، افزایش ۶۶ درصدی مقدار فنل کل برگ در تیمار تنش ۳- بار نسبت به شاهد در این ژنوتیپ مشاهده شد (جدول ۵).

نتایج بررسی تغییرات ظرفیت مهار رادیکال‌های آزاد مورد مطالعه نشان داد که با وجود افزایش در تیمار ۶- بار، اختلاف معنی‌داری بین تیمارهای تنش خشکی مورد مطالعه وجود نداشت. با این وجود، از این نظر بین ژنوتیپ‌ها اختلاف

جدول ۴. اثر تنش خشکی بر مقدار کلروفیل a (میلی‌گرم در گرم ماده خشک)، کلروفیل b (میلی‌گرم در گرم ماده خشک) و نسبت کلروفیل b و کارتنوئیدها به کلروفیل a در ۱۲ ژنوتیپ نخود

ژنوتیپ	کلروفیل a			میانگین	کلروفیل b			میانگین	نسبت کلروفیل b و کارتنوئیدها به کلروفیل a			میانگین
	شاهد	۳- بار	۶- بار		شاهد	۳- بار	۶- بار		شاهد	۳- بار	۶- بار	
MCC333	۸/۲۳	۴/۱۸	۴/۸۴	۵/۷۵a	۵/۳۹	۲/۹۱	۳/۱۸	۳/۸۳ab	۰/۷۸	۰/۷۸	۰/۸۴	۰/۸۰b
MCC537	۵/۵۷	۶/۴۱	۳/۵۸	۵/۱۹a	۳/۴۶	۴/۶۴	۲/۲	۳/۴۳abc	۰/۷۶	۰/۷۷	۰/۷۶	۰/۷۶b
MCC544	۹/۳۱	۴/۳۵	۲/۷۸	۵/۴۸a	۵/۸۹	۳/۱۳	۲/۰۲	۳/۶۸ab	۰/۷۵	۰/۸۳	۰/۸۲	۰/۸۰b
MCC674	۶/۹۱	۵/۳۲	۱/۹	۴/۷۱a	۴/۲۷	۳/۶۲	۱/۲۹	۳/۰۶abc	۰/۷۲	۰/۸۱	۱	۰/۸۵b
MCC753	۶/۸۲	۸/۳۴	۴/۶۸	۶/۶۱a	۴/۱۴	۶/۴۹	۲/۸۵	۴/۵۰a	۰/۷۲	۰/۸۶	۰/۷۶	۰/۷۸b
MCC759	۸/۲۹	۷/۰۱	۲/۹۹	۶/۱۰a	۵/۳۳	۴/۲۱	۲/۰۹	۳/۸۸ab	۰/۷۶	۰/۸۵	۰/۸۹	۰/۸۳b
MCC760	۳/۷۴	۶/۳	۲/۵۳	۴/۱۹a	۲/۲۶	۳/۳۱	۱/۵۴	۲/۳۷c	۰/۸۳	۰/۷۴	۰/۸۸	۰/۸۲b
MCC770	۴/۶۲	۳/۳۷	۵/۰۶	۴/۳۵a	۲/۸۴	۲/۵۱	۳/۱۲	۲/۸۲abc	۰/۷۶	۰/۹۴	۰/۸۳	۰/۸۴b
MCC773	۵/۸۴	۸/۵۴	۱/۷۷	۵/۳۸a	۳/۳۸	۶/۱۵	۲/۲	۳/۹۱abc	۰/۶۹	۰/۸	۱/۴۵	۰/۹۸a
MCC783	۵/۵۸	۴/۰۱	۴/۰۴	۴/۵۴a	۴/۶۶	۲/۸	۲/۲	۳/۲۲bc	۰/۶۲	۰/۸۵	۰/۷۴	۰/۷۴b
MCC806	۵/۶۳	۶/۲۸	۴/۳۸	۵/۴۳a	۳/۰۵	۳/۹۳	۲/۷۷	۳/۲۵abc	۰/۷	۰/۷۹	۰/۸۴	۰/۷۸b
MCC877	۶/۹۱	۲/۸۲	۳/۰۳	۴/۲۶a	۴/۵۹	۱/۷۷	۲/۲۷	۲/۸۸abc	۰/۷۵	۰/۸۱	۰/۹۸	۰/۸۵b
میانگین	۶/۴۵a	۵/۵۸ab	۳/۴۷b	LSD=۳/۱	4.10a	۳/۷۹ab	۲/۳۱b	LSD=۲	۰/۷۴b	۰/۸۲ab	۰/۹۰a	LSD=۰/۱۶

مقایسه میانگین اثر مستقیم براساس آزمون چند دامنه دانکن در سطح ۵٪ انجام شد و مقدار LSD برای مقایسه میانگین اثر متقابل در سطح ۵٪ بود.

جدول ۵. اثر تنش خشکی بر مقدار فنل کل برگ (میلی‌گرم اسید گالیک در گرم ماده خشک)، ظرفیت مهار رادیکال‌های آزاد برگ (درصد) و شاخص پایداری غشا (درصد) در ۱۲ ژنوتیپ نخود

ژنوتیپ	فنل کل برگ			میانگین	ظرفیت مهار رادیکال‌های آزاد برگ			میانگین	شاخص پایداری غشا			میانگین
	۶- بار	۶- بار	۶- بار		شاهد	۳- بار	۶- بار		شاهد	۳- بار	۶- بار	
MCC333	۲۲/۹۳	۲۲/۱۲	۲۷/۶۸	۲۴/۲۵ab	۲۴/۷۲	۳۲/۶۳	۳۰	۲۹/۱۲abc	۰/۹۹	۰/۹۸	۰/۷۷	۰/۹۱a
MCC537	۲۲/۴۴	۱۹/۳۳	۱۲/۵۸	۱۸/۱۱ab	۱۸/۴۳	۱۶/۲۳	۱۹/۰۷	۱۷/۹۱c	۰/۹۲	۰/۹۸	۰/۹۹	۰/۹۶a
MCC544	۳۶/۵۸	۲۰/۴۹	۱۷/۸	۲۴/۹۶a	۲۶/۱۹	۲۰/۹۹	۴۷/۸۳	۳۱/۶۷abc	۰/۹۷	۰/۷۵	۰/۴۳	۰/۷۱bc
MCC674	۲۵/۰۳	۱۸/۶۸	۱۸/۲۵	۲۰/۶۵ab	۲۰/۶۵	۲۶/۷۳	۲۴/۳	۲۳/۸۹abc	۰/۹۴	۰/۹۴	۰/۶۹	۰/۸۶abc
MCC753	۱۹/۲۵	۲۰/۳۴	۱۷/۳۹	۱۹/۰۰ab	۱۹/۸۷	۱۴/۰۸	۲۱/۶۴	۱۸/۵۳c	۰/۹۹	۰/۹۹	۰/۹۸	۰/۹۹a
MCC759	۳۲/۰۱	۳۱/۲۸	۱۶/۹۸	۲۶/۷۶a	۲۵/۶۱	۲۹/۵۵	۳۵/۸۷	۳۰/۳۴abc	۰/۹۷	۰/۸۳	۰/۷۳	۰/۸۴abc
MCC760	۲۰/۶۷	۳۴/۸۲	۲۰/۲۴	۲۵/۲۴a	۲۶/۶۴	۲۱/۰۵	۵۱/۹۷	۳۳/۲۲a	۰/۸۹	۰/۷	۰/۴۸	۰/۶۹c
MCC770	۱۶/۵۷	۱۰/۰۳	۲۱/۱۸	۱۵/۹۳b	۲۶/۲۹	۱۰/۸۶	۲۰/۷۵	۱۹/۳۰bc	۰/۹۸	۰/۹۶	۰/۶۹	۰/۸۸a
MCC773	۱۹/۵۵	۲۵/۲۸	۱۷/۱۵	۲۰/۶۶ab	۲۳/۴۲	۲۱/۰۷	۲۹/۴۴	۲۴/۶۴abc	۰/۹۸	۰/۹۹	۰/۶۸	۰/۸۹ab
MCC783	۲۷/۰۲	۱۶/۷۷	۱۵/۵۳	۱۹/۷۷ab	۲۶/۶	۲۰/۵۹	۲۸/۱۱	۲۵/۱۰abc	۰/۹۷	۰/۷۴	۰/۸۵	۰/۸۵abc
MCC806	۲۴/۶۱	۲۸/۳	۲۱/۷۷	۲۴/۸۹ab	۲۵/۸۶	۱۹/۲۵	۸/۷۶	۱۷/۹۶c	۰/۹۷	۰/۹۲	۰/۷۹	۰/۸۹a
MCC877	۲۱/۱۴	۲۰/۳۳	۱۷/۹۴	۱۹/۸۰ab	۱۵/۵۷	۴۵/۹	۳۵/۹	۳۲/۴۶ab	۰/۹۵	۰/۶۳	۰/۵۵	۰/۷۱bc
میانگین	۲۳/۹۸a	۲۲/۳۱ab	۱۸/۷۱b	LSD=۱۲/۲	۲۳/۳۲a	۲۳/۲۴a	۲۹/۴۷a	LSD=۲۰	۰/۹۶a	۰/۸۷a	۰/۷۲b	LSD=۰/۲۶

مقایسه میانگین اثر مستقیم براساس آزمون چند دامنه دانکن در سطح ۵٪ انجام شد و مقدار LSD برای مقایسه میانگین اثر متقابل در سطح ۵٪ بود.

معنی‌دار مشاهده شد. به‌طور میانگین در تیمارهای مورد مطالعه، بیشترین ظرفیت مهار رادیکال‌های آزاد در ژنوتیپ MCC760 و کمترین مقدار در ژنوتیپ MCC537 مشاهده شد. در بین ژنوتیپ‌ها ظرفیت مهار رادیکال‌های فعال در تیمار تنش ۶- بار نسبت به شاهد در ژنوتیپ‌های MCC544، MCC760 و MCC877 به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (جدول ۵). شاخص پایداری غشاء در پاسخ به تنش خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. از این نظر بین ژنوتیپ‌ها نیز اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. به‌طور میانگین در تیمارهای مورد مطالعه، بیشترین شاخص پایداری غشاء در ژنوتیپ MCC753 و کمترین مقدار در ژنوتیپ MCC760 مشاهده شد. بیشترین کاهش در پایداری غشاء به‌طور متوسط در تیمارهای تنش نسبت به شاهد با متوسط ۳۹٪ در ژنوتیپ MCC544 رخ داد، در مقابل، در ژنوتیپ MCC537 با افزایش شدت تنش بر پایداری غشاء افزوده شد، اگر چه این افزایش معنی‌دار نبود (جدول ۵).

بررسی‌ها نشان داده است که تنش خشکی می‌تواند از طریق عوامل مرتبط با روزنه و عوامل غیرمرتبط بر میزان فتوسنتز و در نتیجه میزان تولید در گیاه تأثیرگذار باشد (۱۶). بررسی تغییرات تبخیر و تعرق و تثبیت کربن در ژنوتیپ‌های مورد بررسی نشان داد که همبستگی مثبت و معنی‌داری بین مقدار تثبیت کربن و مقدار تبخیر از سطح برگ در هر یک از تیمارهای مورد مطالعه وجود دارد (جدول ۶). با توجه به این‌که بخش عمده کنترل تبخیر و تعرق برگ تحت کنترل روزنه‌ها است، وجود همبستگی زیاد بین این دو صفت در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه ممکن است بیانگر این مطلب باشد که بخش عمده‌ای از تأثیر تنش خشکی بر مقدار فتوسنتز از طریق تأثیر بر روزنه‌ها باشد (۱۶). در این مطالعه، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین مقدار فتوسنتز و تبخیر و تعرق با مقدار نسبی آب برگ و مقدار ماده خشک در مجموع تیمارها مشاهده شد (جدول ۶). با این حال، همبستگی معنی‌داری بین مقدار فتوسنتز و تبخیر تعرق با مقدار تولید ماده خشک در هر یک از تیمارها به‌صورت جداگانه مشاهده نشد (جدول ۷). در تیمار شاهد، مقدار نسبی آب برگ نیز با وجود همبستگی اندک و منفی با تبخیر و تعرق، همبستگی معنی‌داری با فتوسنتز نشان نداد. در مقابل، در تیمارهای تنش، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین مقدار نسبی آب برگ و مقدار فتوسنتز خالص و تبخیر و تعرق مشاهده شد (جدول ۷). به نظر می‌رسد که در شرایط تنش، حفظ و تأمین آب برگ‌ها برای حفظ فتوسنتز و تبخیر و تعرق ضروری باشد. به‌عنوان نمونه، ژنوتیپ MCC753 که بیشترین میانگین فتوسنتز را به‌طور میانگین در تیمارهای مورد مطالعه دارا بود، در مطالعه‌ای که توسط زارع مهرجردی و همکاران (۱۳۹۰) روی همین ژنوتیپ‌ها انجام گرفت، در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه کمترین ارتفاع بوته را داشت. به‌علاوه از نظر کمترین مقدار سطح برگ و بیشترین مقدار نسبت ریشه به اندام هوایی و مقدار نسبی آب برگ در رتبه دوم در بین ژنوتیپ‌ها قرار گرفته بود.

کارآیی مصرف آب اغلب مترادف با تحمل به خشکی است که عملکرد گیاهان زراعی تحت تنش را بهبود می‌بخشد و به‌عنوان یک صفت مطلوب برای ایجاد تحمل به خشکی در گیاهان در مطالعات مد نظر می‌باشد. گیاهانی که از کارآیی مصرف آب بالاتری برخوردار هستند به ازای مصرف آب کمتر تولید بیشتری دارند (۱۳). در این مطالعه نیز بین ژنوتیپ‌ها از نظر این شاخص تنوع مشاهده شد. ژنوتیپ MCC873 که بیشترین مقدار کارآیی مصرف آب را در تیمارهای مورد مطالعه داشت، در مطالعه زارع مهرجردی و همکاران (۱۳۹۰) نیز بیشترین تحمل به خشکی را در بین ژنوتیپ‌ها دارا بود. نتایج نشان داد که بین کارآیی مصرف آب و تولید زیست‌توده و مقدار نسبی آب برگ، همبستگی مثبت و معنی‌دار در مجموع تیمارها وجود دارد (جدول ۶). در تیمار شاهد، هیچ‌گونه همبستگی معنی‌داری بین میزان تولید ماده خشک با کارآیی مصرف آب مشاهده نشد. با این‌حال، در این شرایط، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین مقدار نسبی آب برگ و کارآیی مصرف آب در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه مشاهده شد (جدول ۶). با در نظر گرفتن همبستگی منفی کارآیی مصرف آب با مقدار تبخیر و تعرق برگ در این شرایط (جدول ۶) به نظر می‌رسد که تنظیم روزنه‌ها و

جدول ۶. ضرایب همبستگی صفات اندازه‌گیری شده نخود در مجموع (قطر بالایی) و شاهد (قطر پایینی)

		۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷	۸	۹	۱۰	۱۱	۱۲	۱۳	۱۴	۱۵
۱)	وزن خشک کل	۱	۰/۵۸**	۰/۴۵**	۰/۳۰**	۰/۱۵	۰/۸۰**	۰/۵۱**	۰/۴۸**	۰/۳۸**	۰/۳۷**	۰/۳۵**	۰/۱۲	-۰/۲۱*	۰/۳۵**	-۰/۱۹*
۲)	مقدار نسبی آب برگ	۰/۱۵	۱	۰/۶۵**	۰/۲۵**	۰/۱۱	۰/۶۳**	۰/۶۵**	۰/۵۸**	۰/۲۸**	۰/۵۸**	۰/۵۱**	۰/۱۵	-۰/۲۶**	۰/۳۷**	-۰/۳۷**
۳)	شاخص پایداری غشا	-۰/۱	۰/۲۳	۱	۰/۳۷**	-۰/۰۷	۰/۴۹**	۰/۵۳**	۰/۴۴**	۰/۴۷**	۰/۴۶**	۰/۴۱**	۰/۱	-۰/۴۸**	۰/۳۲**	-۰/۴۱**
۴)	فلورسانس کلروفیل	۰/۲۳	۰/۱۹	-۰/۱۷	۱	-۰/۰۴	۰/۴۱**	۰/۱۳	۰/۱۱	۰/۲۱*	۰/۱۵	۰/۲۱*	۰/۰۶	۰/۰۲	۰/۰۵	-۰/۲۶**
۵)	فنل کل برگ	-۰/۱۲	۰	۰/۲	-۰/۱۵	۱	۰/۰۷	۰/۰۷	۰/۱	-۰/۱۷	۰/۳۹**	۰/۳۵**	۰/۲۳*	۰/۰۱	۰/۵۶**	۰/۴۰**
۶)	سطح برگ	۰/۵۲**	۰/۰۲	-۰/۳۷*	۰/۶۳**	-۰/۱۷	۱	۰/۵۹**	۰/۵۷**	۰/۳۸**	۰/۳۱**	۰/۳۳**	-۰/۰۳	-۰/۱	۰/۲۲*	-۰/۲۶**
۷)	فتوسنتز خالص	۰/۱۷	۰/۰۵	-۰/۰۱	۰/۰۳	۰/۰۸	۰/۱۱	۱	۰/۸۹**	۰/۳۴**	۰/۴۳**	۰/۳۵**	۰/۰۵	-۰/۲۹**	۰/۲۱*	-۰/۲۴*
۸)	تبخیر و تعرق	۰/۰۹	-۰/۲	-۰/۱۵	۰/۱۲	۰	۰/۱۶	۰/۷۶**	۱	۰/۱۴	۰/۳۹**	۰/۳۴**	۰/۰۲	-۰/۲۴*	۰/۱۷	-۰/۲۰*
۹)	کارایی مصرف آب	۰	۰/۵۶**	۰/۱۷	-۰/۰۲	۰/۰۱	-۰/۰۳	۰/۱	-۰/۵۱**	۱	۰/۲۹**	۰/۱۹*	۰/۱۵	-۰/۳۹**	۰/۲۳*	-۰/۳۸**
۱۰)	کلروفیل a	-۰/۲۵	۰/۰۴	۰/۴۱*	-۰/۳۲	۰/۴۵**	-۰/۴۴**	۰/۱۴	۰/۰۳	۰/۰۲	۱	۰/۹۰**	۰/۴۸**	-۰/۳۲**	۰/۶۴**	-۰/۲۲*
۱۱)	کلروفیل b	-۰/۰۶	-۰/۰۸	۰/۲۶	-۰/۱۱	۰/۴۵**	-۰/۱۴	-۰/۰۳	-۰/۰۳	-۰/۱	۰/۸۰**	۱	۰/۳۶**	-۰/۲۴*	۰/۵۶**	-۰/۲۱*
۱۲)	کارتنوئیدها	-۰/۰۴	۰/۳۱	۰/۲۶	-۰/۲۹	۰/۳۳*	-۰/۳۸*	۰/۱۲	-۰/۰۳	۰/۱۱	۰/۷۹**	۰/۶۵**	۱	-۰/۱	۰/۴۳**	۰/۰۴
۱۳)	نسبت کلروفیلb و کارتنوئیدها به کلروفیلa	۰/۲۳	۰/۰۶	-۰/۳۸*	۰/۵۰**	-۰/۱۹	۰/۶۳**	-۰/۰۴	۰/۰۴	-۰/۰۸	-۰/۳۶*	-۰/۱۴	-۰/۳	۱	-۰/۲۹**	۰/۲۱*
۱۴)	رنگدانه کل	-۰/۰۳	-۰/۰۸	۰/۲۱	-۰/۴۲*	۰/۳۴*	-۰/۴۲*	۰/۱۸	۰/۰۳	۰/۰۸	۰/۶۴**	۰/۵۸**	۰/۴۶**	-۰/۳۹*	۱	-۰/۰۱
۱۵)	ظرفیت آنتی اکسیدانی برگ	-۰/۰۵	۰/۲۵	۰/۳۵*	۰/۱۵	۰/۵۴**	-۰/۱۵	-۰/۱۱	-۰/۱۶	-۰/۰۳	۰/۱۲	۰/۱۱	۰/۲۱	-۰/۰۲	-۰/۰۶	۱

** و *: به‌ترتیب معنی‌دار در سطوح ۱٪ و ۵٪

جدول ۷. ضرایب همبستگی صفات اندازه‌گیری شده نخود در ۳- بار (قطر بالایی) و ۶- بار (قطر پایینی)

		۱۵	۱۴	۱۳	۱۲	۱۱	۱۰	۹	۸	۷	۶	۵	۴	۳	۲	۱
۱)	وزن خشک کل	-۰/۰۵	-۰/۰۳	۰/۲۳	-۰/۰۴	-۰/۰۶	-۰/۲۵	۰/۰۰	۰/۰۹	۰/۱۷	۰/۵۲**	-۰/۱۲	۰/۲۳	-۰/۱۰	۰/۱۵	۱
۲)	مقدار نسبی آب برگ	۰/۲۵	-۰/۰۸	۰/۰۶	۰/۳۱	-۰/۰۸	۰/۰۴	۰/۵۶**	-۰/۲۰	۰/۰۵	۰/۰۲	۰/۰۰	۰/۱۹	۰/۲۳	۱	۰/۴۲*
۳)	شاخص پایداری غشاء	۰/۳۵*	۰/۲۱	-۰/۳۸*	۰/۲۶	۰/۲۶	۰/۴۱*	۰/۱۷	-۰/۱۵	-۰/۰۱	-۰/۳۷*	۰/۲۰	-۰/۱۷	۱	۰/۳۷*	۰/۳۴*
۴)	فلورسانس کلروفیل	۰/۱۵	-۰/۴۲*	۰/۵۰**	-۰/۲۹	-۰/۱۱	-۰/۳۲	-۰/۰۲	۰/۱۲	۰/۰۳	۰/۶۳**	-۰/۱۵	۱	۰/۵۸**	۰/۴۶**	۰/۴۶**
۵)	فنل کل برگ	۰/۵۴**	۰/۳۴*	-۰/۱۹	۰/۳۳*	۰/۴۵**	۰/۴۵**	۰/۰۱	-۰/۰۰	۰/۰۸	-۰/۱۷	۱	۰/۰۲	-۰/۱۲	۰/۰۶	۰/۴۷**
۶)	سطح برگ	-۰/۱۵	-۰/۴۲*	۰/۶۳**	-۰/۳۸*	-۰/۱۴	-۰/۴۴**	-۰/۰۳	۰/۱۶	۰/۱۱	۱	۰/۳۴*	۰/۵۲**	۰/۵۰**	۰/۶۲**	۰/۷۹**
۷)	فتوسنتز خالص	-۰/۱۱	۰/۱۸	-۰/۰۴	۰/۱۲	-۰/۰۳	۰/۱۴	۰/۱۰	۰/۷۶**	۱	۰/۴۰*	۰/۰۱	۰/۳۷*	۰/۵۷**	۰/۴۶**	۰/۱۷
۸)	تبخیر و تعرق	-۰/۱۶	۰/۰۳	۰/۰۴	-۰/۰۳	-۰/۰۳	۰/۰۳	-۰/۵۱**	۱	۰/۷۱**	۰/۳۸*	۰/۰۳	۰/۲۶	۰/۴۹**	۰/۴۱*	۰/۱۳
۹)	کارایی مصرف آب	-۰/۰۳	۰/۰۸	-۰/۰۸	۰/۱۱	-۰/۱۰	۰/۰۲	۱	۰/۲۶	۰/۵۲**	۰/۵۴**	۰/۰۱	۰/۴۵**	۰/۵۲**	۰/۴۲*	۰/۴۴*
۱۰)	کلروفیل a	۰/۱۲	۰/۶۴**	-۰/۳۶*	۰/۷۹**	۰/۸۰**	۱	۰/۴۶**	۰/۳۳	۰/۲۷	۰/۴۴**	۰/۵۸**	۰/۴۴**	۰/۳۱	۰/۴۵**	۰/۴۶**
۱۱)	کلروفیل b	۰/۱۱	۰/۵۸**	-۰/۱۴	۰/۶۵**	۱	۰/۹۴**	۰/۴۳*	۰/۴۳*	۰/۳۱	۰/۴۰*	۰/۴۴**	۰/۴۷**	۰/۴۰*	۰/۴۹**	۰/۳۸*
۱۲)	کارتنوئیدها	۰/۲۱	۰/۴۶**	-۰/۳۰	۱	۰/۲۳	۰/۳۸*	۰/۱۶	-۰/۲۵	-۰/۱۲	-۰/۰۱	۰/۳۲	۰/۱۶	۰/۰۰	۰/۰۷	۰/۱۷
۱۳)	نسبت کلروفیلb و کارتنوئیدها به کلروفیلa	-۰/۰۲	-۰/۳۹*	۱	-۰/۰۲	-۰/۲۱	-۰/۲۱	-۰/۳۷*	-۰/۱۷	-۰/۲۳	-۰/۱۱	۰/۰۹	-۰/۱۰	-۰/۴۵**	-۰/۱۴	۰/۰۰
۱۴)	رنگدانه کل	-۰/۰۶	۱	-۰/۲۴	۰/۴۸**	۰/۶۱**	۰/۷۲**	۰/۴۷**	۰/۱۴	۰/۲۴	۰/۵۶**	۰/۷۳**	۰/۳۷*	۰/۳۳	۰/۳۱	۰/۵۷**
۱۵)	ظرفیت آنتی اکسیدانی برگ	۱	-۰/۰۸	۰/۴۲*	۰/۰۳	-۰/۳۱	-۰/۲۵	-۰/۶۱**	-۰/۲۲	-۰/۲۷	-۰/۲۵	۰/۴۰*	-۰/۵۱**	-۰/۴۹**	-۰/۳۳	-۰/۰۷

** و *: به‌ترتیب معنی‌دار در سطوح ۱٪ و ۵٪

جلوگیری از تبخیر بیش از حد نقش مؤثری در بهبود کارآیی مصرف آب در این شرایط داشته است. در تیمار تنش ۳- بار، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین مقدار تولید ماده خشک و مقدار نسبی آب برگ با کارآیی مصرف آب در ژنوتیپ‌ها مشاهده شد (جدول ۷) و در تیمار تنش ۶- بار، کارآیی مصرف آب تنها با میزان تولید ماده خشک همبستگی معنی‌دار نشان داد (جدول ۷). به نظر می‌رسد این شاخص در شرایط تنش تا حدی می‌تواند برای تفکیک ژنوتیپ‌های حساس از متحمل به‌کار گرفته شود. این نتایج با یافته‌های بلوم (۱۳) مطابقت دارد.

یکی از صفاتی که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد مقدار عملکرد کوانتومی فتوسیستم II است (٤٢). در این مطالعه، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در مجموع تیمارها با مقدار ماده خشک، مقدار نسبی آب برگ، سطح برگ و مقدار کلروفیل b همبستگی مثبت و معنی‌دار نشان داد (جدول ۶). با این حال، در تیمار شاهد این صفت تنها با مقدار سطح برگ و نسبت مجموع کلروفیل b و کارتنوئیدها به کلروفیل a همبستگی مثبت و معنی‌دار نشان داد. در تیمار تنش ۳- بار، این صفت همبستگی مثبت و معنی‌داری با مقدار تولید ماده خشک، مقدار نسبی آب برگ، سطح برگ، مقدار فتوسنتز، مقدار کارآیی مصرف آب برگ و مقدار کلروفیل a و b داشت (جدول ۷). با این حال، در تیمار تنش ۶- بار هیچ‌گونه همبستگی معنی‌داری بین این صفات مشاهده نشد (جدول ۷). به نظر می‌رسد که شدت تنش در کارآیی این روش برای شناسایی ژنوتیپ‌های حساس از متحمل مؤثر باشد. به‌علاوه، در این مطالعه، واریانس زیاد در بین تکرارها و تفکیک‌پذیری کم عملکرد کوانتومی فتوسیستم II بین ژنوتیپ‌ها نشان داد که احتمالاً این صفت نشانگر مناسبی برای شناسایی ژنوتیپ‌های حساس از متحمل نخود نباشد. اشرف و همکاران (۹) نیز کارآیی کم بهره‌گیری از عملکرد کوانتومی فتوسیستم II برای گزینش ارقام متحمل به خشکی در ذرت را گزارش کردند.

رنگدانه‌های فتوسنتزی عمل جذب و انتقال انرژی نور را به سامانه فتوسنتزی انجام می‌دهند. بنابراین جزء عوامل مؤثر متابولیک در فتوسنتز به‌شمار می‌روند (۸). مشخص شده که رادیکاهای آزاد تولید شده در شرایط تنش خشکی نقش به‌سزایی در تخریب و کاهش مقدار کلروفیل در برگ دارند (۴۹). در مجموع تیمارها، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین مقدار کلروفیل a و b با مقدار تولید ماده خشک، مقدار نسبی آب برگ، سطح برگ، مقدار فتوسنتز خالص، مقدار تبخیر و تعرق و کارآیی مصرف آب مشاهده شد (جدول ۶). مشابه عملکرد کوانتومی فتوسیستم II، مقدار کلروفیل a و b با صفات فوق در تیمار شاهد همبستگی معنی‌داری نشان نداد (جدول ۶). در مقابل، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین این صفات و مقدار این دو رنگدانه در تیمار تنش ۳- بار مشاهده شد (جدول ۷). در تیمار تنش ۶- بار نیز با وجود همبستگی زیاد بین مقدار این دو رنگدانه با مقدار نسبی آب برگ، همبستگی معنی‌داری بین آنها با مقدار تولید زیست‌توده مشاهده نشد (جدول ۷).

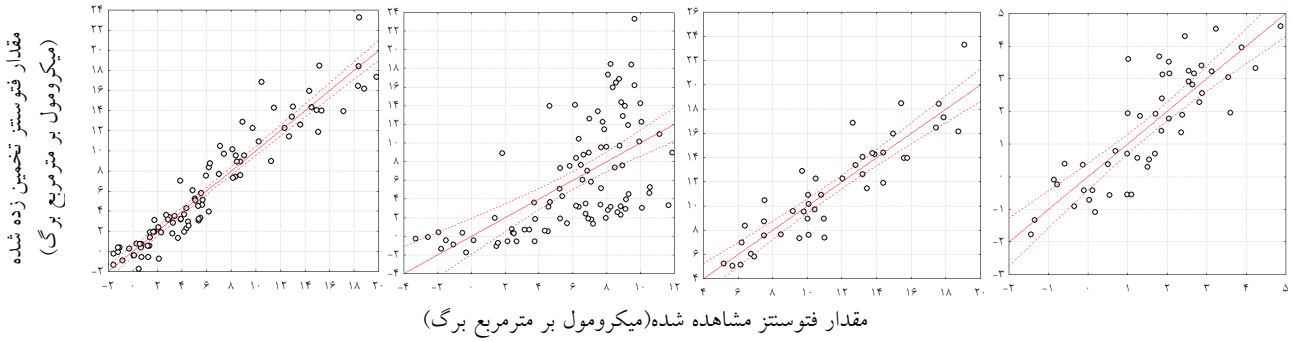
کاهش مقدار کلروفیل در اثر تنش خشکی در گیاهان مختلف از جمله پنبه (۳۷)، گلرنگ (۲۸)، آفتابگردان (٣٦) و نخود (۳۵) گزارش شده است. گزارش‌هایی وجود دارد که مقدار کلروفیل ارقام متحمل در شرایط تنش خشکی کمتر کاسته می‌شود. در برنج، افزایش مقدار کلروفیل در زمان تنش خشکی در ارقام متحمل به خشکی گزارش شده است (۴۷). در جو نیز مقدار کاهش کلروفیل در شرایط تنش در ارقام مقاوم کمتر از ارقام حساس بود (۳۲). تنش خشکی به تغییر نسبت کلروفیل a و b و کارتنوئیدها نیز منجر می‌شود. در بررسی تأثیر خشکی بر دو لاین بامیه نشان داده شد که اعمال تیمار تنش باعث افزایش مقدار کلروفیل b شد، درحالی‌که مقدار کلروفیل a ثابت ماند و در نتیجه نسبت کلروفیل b به a افزایش یافت (۱۰ و ۲۰). در این آزمایش نیز با افزایش شدت تنش خشکی از میزان کلروفیل a و b کاسته شد. با این حال، تأثیر تنش خشکی بر میزان کارتنوئیدها معنی‌دار نبود، که در نتیجه به افزایش نسبت کلروفیل b و کارتنوئید به کلروفیل a منجر شد. با توجه به این‌که کلروفیل b و کارتنوئیدها به‌عنوان رنگدانه کمکی برای انتقال انرژی در فتوسنتز عمل می‌کنند، نقش مؤثری در حفاظت

از سامانه فتوشیمیایی و پایداری آن در شرایط تنش دارند (۲۲). به نظر می‌رسد که افزایش نسبت کلروفیل b و کارتنوئیدها به کلروفیل a یک روش حفاظتی برای مقابله گیاه در برابر تنش خشکی باشد.

تنش اکسیداتیو به‌عنوان یک تنش ثانویه به دنبال تنش خشکی رخ می‌دهد (۱۸) و گیاهان برای محافظت از سامانه فتوسنتزی و ساختار سلولی خود اقدام به تولید و تجمع ترکیبات آنتی اکسیدان می‌کنند (٦). در این مطالعه، با وجود معنی‌دار نبودن تأثیر تنش خشکی بر ظرفیت مهار رادیکال‌های آزاد برگ به‌طور میانگین در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، همبستگی منفی و معنی‌دار بین مقدار ماده خشک، مقدار نسبی آب برگ و مقدار فتوسنتز، تبخیر و تعرق و کلروفیل a و b در مجموع تیمارها مشاهده شد (جدول ۶). با وجود همبستگی مثبت مقدار ظرفیت مهار رادیکال آزاد در تیمار شاهد با مقدار نسبی آب برگ، در تیمارهای تنش همبستگی منفی و معنی‌دار بین این دو متغیر وجود داشت (جدول ۷). به نظر می‌رسد که با کاهش مقدار آب نسبی برگ و ایجاد شرایط تنش خشکی، بر مقدار ظرفیت مهار رادیکال‌های آزاد در برگ‌ها افزوده می‌شود. در این شرایط، به‌دلیل وجود این همبستگی منفی، نمی‌توان برآورد مناسبی از تأثیر مثبت تولید آنتی اکسیدان‌ها بر تحمل به تنش ارائه داد. زیرا گیاهان که در شرایط تنش خشکی به‌دلیل دارا بودن مکانیزم‌های اجتناب مناسب با تنش کمتری مواجه می‌شوند از ظرفیت آنتی اکسیدانی کمتری نیز برخوردار بودند. برای بررسی تأثیر تولید آنتی اکسیدان‌ها در تحمل به خشکی ژنوتیپ‌ها باید شرایط تنش خشکی یکنواخت و یکسانی را در برگ‌های تمام ژنوتیپ‌ها به وجود آورد که با توجه به تنوع موجود بین ژنوتیپ‌ها کار بسیار مشکلی است. با این‌حال، در تیمار شاهد که برگ‌های ژنوتیپ‌های مختلف در شرایط یکنواخت‌تری نسبت به تیمارهای تنش قرار داشتند، همبستگی مثبت و معنی‌دار بین شاخص پایداری غشاء و ظرفیت حذف رادیکال‌های آزاد در برگ‌ها مشاهده شد (جدول ۶)، که این بیانگر تأثیر مثبت تولید ترکیبات آنتی‌اکسیدانی در حفظ پایداری غشاء در نخود است.

مقدار ترکیبات فنلی نیز همبستگی مثبت و معنی‌داری با ظرفیت حذف رادیکال‌های آزاد در مجموع و هر یک از تیمارها نشان داد (جداول ۶ و ۷)، که می‌تواند بیانگر نقش آنتی اکسیدانی ترکیبات فنلی باشد. مشخص شده که بسیاری از ترکیبات فنلی به‌عنوان آنتی‌اکسیدان عمل می‌کنند و می‌توانند به‌طور مؤثری رادیکال‌های گروه هیدروکسیل و پروکسیل را حذف کنند و از اکسید شدن چربی‌ها ممانعت به عمل آورند (۱۵). بررسی تغییرات فنل کل در تیمارهای مورد مطالعه نشان داد که با افزایش سطح تنش خشکی به‌طور معنی‌داری مقدار فنل کل در برگ‌ها کاسته شد. در سیب‌زمینی شیرین نیز کاهش ترکیبات فنلی در اثر تنش خشکی گزارش شده است (۳۳). در تریتیکاله، تنش خشکی باعث افزایش مقدار تولید ترکیبات فنلی در ارقام حساس شد، اما در ارقام مقاوم این تغییرات ناچیز بود (۲۵). این کاهش می‌تواند ناشی از تخریب این ترکیبات در اثر واکنش با ترکیبات اکسیداتیو در شرایط تنش خشکی باشد.

بهره‌گیری از تعیین نشت الکترولیت‌ها و محاسبه شاخص پایداری غشاء یکی از پر کاربردترین نشانگرهایی است که برای تخمین میزان اثر فرآیندهای تخریبگر غشاء در بافت‌های گیاهی تحت تأثیر عوامل نامساعد محیطی مورد استفاده قرار می‌گیرد (۱۱). از این نشانگر برای ارزیابی مقدار مقاومت به خشکی در گیاهان مختلف نظیر گندم (۲٦)، ذرت (٤۰) و سورگوم (۷) بهره گرفته شده است. در این مطالعه نیز با افزایش شدت تنش خشکی، به‌طور معنی‌داری از میزان شاخص پایداری غشاء در ژنوتیپ‌ها کاسته شد. در این ارتباط، شاخص پایداری غشاء در مجموع تیمارها همبستگی مثبت و معنی‌دار با تولید ماده خشک، مقدار نسبی آب برگ، مقدار عملکرد کوانتومی فتوسیستم II، مقدار فتوسنتز خالص، مقدار تبخیر و تعرق و رنگدانه‌های فتوسنتزی داشت (جدول ۶). در این ارتباط، ژنوتیپ MCC753 که بیشترین متوسط فتوسنتز و کمترین مقدار کاهش تبخیر و تعرق را در شرایط تنش نسبت به شاهد در بین ژنوتیپ‌ها به خود اختصاص داده بود بیشترین متوسط شاخص پایداری را در بین ژنوتیپ‌ها دارا بود.



شکل ۱. پراکنش نقاط مقدار فتوسنتز تخمین زده شده نسبت به فتوسنتز مشاهده شده در نخود؛ به‌ترتیب از چپ به راست براساس مدل‌های الف، ب، ج و د

جدول ۸ مدل (الف) برآورد فتوسنتز خالص براساس شاخص پایداری غشاء، میزان تبخیر و تعرق و کلروفیل a و b و مدل (ب) برآورد فتوسنتز خالص براساس شاخص پایداری غشاء و کلروفیل a و b در برگ نخود

	ضریب	بتای استاندارد	سطح معنی‌داری	ضریب	بتای استاندارد	سطح معنی‌داری
عرض از مبدأ	-۰/۶۷		۰/۷۹	-۲/۶۵		۰/۶۷۸
شاخص پایداری غشاء	۳/۹۸	۰/۱۳	۰/۰۰۷	۱۲/۲۶	۰/۳۹	۰/۰۰۱
تبخیر و تعرق	۲/۹۲	۰/۸۳	۰	-	-	-
کلروفیل a	۰/۸۸	۰/۴	۰/۰۰۸	۲/۳۳	۱/۰۸	۰/۰۰۴
کلروفیل b	-۱/۱۱	-۰/۳۲	۰/۰۱۴	-۲/۵۳	-۰/۷۵	۰/۰۲۴
	R^2=۰/۹۰		P<۰/۰۰۰	R^2=۰/۳۷		P<۰/۰۰۰

مدل‌سازی میزان فتوسنتز خالص با بهره‌گیری از روش رگرسیون قدم به قدم چند متغیره براساس متغیرهای مقدار تبخیر و تعرق برگ، مقدار کلروفیل a، b و کارتنوئیدها، فنل کل برگ، ظرفیت تخریب رادیکال‌های فعال و شاخص پایداری غشاء نشان داد که با توجه به همبستگی زیاد بین میزان تبخیر و تعرق و فتوسنتز مدل مناسبی برای تخمین میزان فتوسنتز خالص برازش شده که در این مدل صفات شاخص پایداری غشاء، تبخیر و تعرق و کلروفیل a و b در برازش مقدار فتوسنتز به‌طور معنی‌داری مؤثر بودند (شکل ۱ و جدول ۸). براساس بتای استاندارد و ضریب هر یک از این متغیرها، مهم‌ترین صفت برای تخمین میزان فتوسنتز، میزان تبخیر و تعرق بود. حذف اثر فتوسنتز از مدل نشان داد که به نحو چشمگیری از میزان دقت مدل کاسته شد و ضریب رگرسیون از ۰/۹۰ به ۰/۳۷ کاهش یافت. کاهش توانایی مدل در تخمین فتوسنتز در نمودار پراکنش نقاط ترسیم شده براساس مقدار فتوسنتز ثبت شده و فتوسنتز تخمین زده شده کاملاً مشخص است (شکل ۱). این نمودار نشان‌دهنده یک نمودار سهمی بوده که می‌توان نقطه عطفی حدود پنج میکرومول بر مترمربع برگ فتوسنتز را برای آن در نظر گرفت. تفکیک داده‌های فتوسنتز ثبت شده براساس این نقطه عطف و مدل‌سازی دوباره آنها نشان داد که در فتوسنتز بالای این محدوده می‌توان مدل خطی مناسبی براساس مقدار تبخیر و تعرق و ظرفیت حذف رادیکال‌های فعال و مقدار عملکرد کوانتومی فتوسیستم II برای تخمین مقدار فتوسنتز برازش کرد (جدول ۹). درحالی‌که در فتوسنتز زیر این محدوده صفات شاخص پایداری غشاء و مقدار کلروفیل a نقش معنی‌داری در تخمین مقدار فتوسنتز داشتند (جدول ۱۰).

جدول ۹. مدل (ج) برآورد فتوسنتز خالص بالای آستانه پنج میکرومول بر مترمربع براساس تبخیر و تعرق، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و ظرفیت حذف رادیکال‌های فعال در برگ نخود

	ضریب	بتای استاندارد	سطح معنی‌داری
عرض از مبدأ	۱۸/۸۹		۰/۰۳۹
تبخیر و تعرق	۲/۳۹	۰/۸۴	۰/۰۰۰
فلورسانس کلروفیل	-۰/۰۲	-۰/۲۶	۰/۰۰۷
ظرفیت آنتی اکسیدانی	۰/۱۰	۰/۲۰	۰/۰۷۵
	R^2=۰/۸۱		P<۰/۰۰۰

جدول ۱۰. مدل (د) برآورد فتوسنتز خالص زیر آستانه پنج میکرومول بر مترمربع براساس شاخص پایداری غشاء و کلروفیل a در برگ نخود

	ضریب	بتای استاندارد	سطح معنی‌داری
عرض از مبدأ	-۱/۹۹		۰/۲۴۳
شاخص پایداری غشاء	۳/۵۴	۰/۴۶	۰/۰۰۰
کلروفیل a	۰/۵۷	۰/۹۱	۰/۰۱۲
	R^2=۰/۷۰		P<۰/۰۰۰

نتیجه‌گیری

در مجموع، می‌توان گفت که تأمین آب برگ و جلوگیری از کاهش آب برگ در شرایط تنش خشکی به منظور جلوگیری از بسته شدن روزنه‌ها می‌تواند به‌عنوان مهم‌ترین شیوه برای تحمل به خشکی در نخود مطرح باشد. در این میان، ژنوتیپ‌هایی نظیر MCC753، MCC333 و MCC783 که از پتانسیل مناسبی برای حفظ آب برگ خود و باز نگهداشتن روزنه‌ها برخوردار بودند و هم‌چنین ظرفیت حذف رادیکال‌های فعال بالاتری داشتند از فتوسنتز بیشتر در شرایط تنش برخوردار بوده و هم‌چنین تحمل به خشکی بیشتری نیز در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه داشتند. هم‌چنین این نتایج نشان داد که مکانیزم‌های مؤثر در پایداری غشاء و جلوگیری از تخریب کلروفیل در مراحل تنش شدید و زمانی‌که روزنه‌ها بسته می‌شوند از اهمیت زیادی برخوردارند. ژنوتیپ‌هایی که از توانایی بیشتری برای حفظ ساختار غشاءیی و رنگدانه‌های فتوسنتزی خود در این شرایط برخوردار هستند احتمالاً سرعت بازیابی بهتری نیز پس از بر طرف شدن شرایط تنش خشکی دارند.

منابع مورد استفاده

۱. زارع مهرجردی م.، ع. باقری.، ا. بهرامی، ج. نباتی و ع. معصومی. ۱۳۹۰. ارزیابی گزینش به تنش خشکی حاصل از پلی‌اتیلن گلیکول در محیط آبکشت در دوازده ژنوتیپ نخود (*Cicer arietinum* L.). نشریه پژوهش‌های حبوبات ایران. در دست چاپ.

۲. صداقت خواهی، ح. ۱۳۸۶. ارزیابی کشت انتظاری ژنوتیپ‌های نخود (*Cicer arietinum* L.) متحمل به سرما در شرایط آبیاری تکمیلی در مشهد. پایان‌نامه کارشناسی‌ارشد دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد.

۳. گنجعلی، ع.، ع، باقری و ح. پرسا. ۱۳۸۸. ارزیابی ژرم پلاسم نخود (*Cicer arietinum* L.) برای مقاومت به خشکی. مجله پژوهش‌های زراعی ایران ۷: ۱۸۵-۱۹۶.

۴. نظامی، ا. ۱۳۸۱. ارزیابی تحمل به سرما در نخود (*Cicer arietinum* L.) به‌منظور کشت پاییزه آن در مناطق مرتفع. رساله دکتری رشته زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد.

5. Abe, N., T. Murata and A. Hirota. 1998. Novel 1,1-diphenyl-2-picryhy- drazyl- radical scavengers, bisorbicillin and demethyltrichodimerol, from a fungus. Biosci. Biotechnol. Biochem. 62: 661-662.
6. Abedi, T. and H. Pakniyat. 2010. Antioxidant enzyme changes in response to drought stress in ten cultivars of oilseed rape (*Brassica napus* L.). Czech J. Genet. Plant Breed. 46: 27-34.
7. Ambika Rajendran, R., A. R. Muthiah, A. Manickam, P. Shanmugasundaram and A. John Joel. 2011. Indices of drought tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) genotypes at early stages of plant growth. Res. J. Agric. Biol. Sci. 7: 42-46.
8. Anjum, Sh., A. X. Xie, L. Wang, M. F. Saleem, C. Man and W. Lei. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. Afr. J. Agric. Res. 6: 2026-2032.
9. Ashraf, M., S. Nawazish and H. Athar. 2007. Are chlorophyll fluorescence and photosynthetic capacity potential physiological determinants of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). Pak. J. Bot. 39: 1123-1131.
10. Ashraf, M., Z. U. Zafar and Z. A. Cheema. 1994. Effect of low potassium regimes on some salt- and drought-tolerant lines of pearl millet. Phyton. 34: 219-227.
11. Azizpour, K., M. R. Shakiba, N. A. Khosh Kholg Sima, H. Alyari, M. Mogaddam, E. Esfandiari and M. Pessarakli. 2010. Physiological response of spring durum wheat genotypes to salinity. J. Plant Nutr. 33: 859-873.
12. Bettaieb, I., I. Hamrouni-Sellami, S. Bourgou, F. Limam and B. Marzouk. 2010. Drought effects on polyphenol composition and antioxidant activities in aerial parts of *Salvia officinalis* L. Acta Physiol. Plant. DOI: 10.1007/s11738-010-0638-z.
13. Blum, A. 2005. Drought resistance, water use efficiency, and yield potential- are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? Aust. J. Agric. Res. 56: 1159-1168.
14. Blum, A., R. Munns, J. B. Passioura, N. C. Turner, R. E. Sharp, J. S. Boyer, H. T. Nguyen and T. C. Hsiao. 1996. Letters to the editor. Genetically engineered plants resistant to soil drying and salt stress: How to interpret osmoticrelations?. Plant Physiol. 110: 1051-1053.
15. Boscaiu, M., M. Sanchez, I. Bautista, P. Donat, A. Lidon, J. Llinares, C. Llul, O. Mayoral and O. Vicente. 2010. Phenolic compounds as stress markers in plants from gypsum habitats. Bull. UASVM Hort. 67: 44-49.
16. Chaves, M. M., J. Flexas and C. Pinheiro. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. Ann. Bot. 103: 551-560.
17. Chaves, M. M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. J. Exp. Bot. 42: 1-16.
18. Chaves, M. M. and M. M. Oliveira. 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture. J. Exp. Bot. 55: 2365-2384.
19. Dere, S., T. Gines and R. Sivaci. 1998. Spectrophotometric determination of chlorophyll- a, b and total carotenoid contents of some algae species using different solvents. Turk. J. Bot. 22: 13-17.
20. Estill, K., R. H. Delaney, W. K. Smith and R. L. Ditterline. 1991. Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. Crop Sci. 31: 1229-1233.
21. FAOSTAT Database. 2008. http://apps.fao.org/faostat/
22. 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: 185-212.
23. Flexas, J., A. Diaz-Espejo, J. Galmes, R. Kaldenhoff, H. Medrano and M. Ribas-Carbo. 2007. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO_2 concentration around leaves. Plant Cell Environ. 30: 1284-1298.
24. Flexas, J., J. Bota, F. Loreto, G. Cornic and T. D. Sharkey. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C_3 plants. Plant Biol. 6: 1-11.
25. Hura T., S. Grzesiak, K. Hura, E. Thiemt, K. Tokarz and M. Wedzony. 2007. Physiological and biochemical tools useful in drought-tolerance detection in genotypes of winter triticale: Accumulation of ferulic acid. Ann. Bot. 100: 767-775.
26. Iqbal, S. and A. Bano. 2009. Water stress induced changes in antioxidant enzymes, membrane stability and seed protein profile of different wheat accessions. Afr. J. Biotechnol. 8: 6576-6587.
27. Iturbe Ormaetxe, I., P. R. Escuredo, C. Arrese-Igor and M. Becana. 1998. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat. Plant Physiol. 116: 173-181.
28. Jaleel, C. A., P. Manivannan, G. M. A. Lakshmanan, M. Gomathinayagam, and R. Panneerselvam. 2008. Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits. Colloids Surf. B. Biointerfaces 61: 298-303.

29. Kauser, R., H. R. Athar and M. Ashraf. 2006. Chlorophyll fluorescence: A potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in canola (*Brassica napus* L.). Pak. J. Bot. 38: 1501-1509.
30. Kawamitsu Y., T. Driscoll and J. S. Boyer. 2000. Photosynthesis during desiccation in an intertidal alga and a land plant. Plant Cell Physiol. 41: 344-353.
31. Lawlor, D. W. and G. Cornic. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant Cell Environ. 25: 275-294.
32. Li, R. H., P. G. Guo, B. Michael, G. Stefania and C. Salvatore. 2006. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. Agric. Sci. China 5: 751-757.
33. Lin, K. H., P. Y. Chao, C. M. Yang, W. C. Cheng, H. F. Lo and T. R. Chang. 2006. The effects of flooding and drought stresses on the antioxidant constituents in sweet potato leaves. Bot. Stud. 47: 417-426.
34. Lizana, C., M. Wentworth, J. P. Martinez, D. Villegas, R. Meneses, E. H. Murchie, C. Pastenes, B. Lercari, P. Vernieri, P. Horton and M. Pinto. 2006. Differential adoption of two varieties of common bean to abiotic stress. I. Effects of drought on yield and photosynthesis. J. Exp. Bot. 57: 685-697.
35. Mafakheri, A., A. Siosemardeh, B. Bahramnejad, P. C. Struik and Y. Sohrabi. 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. Aust. J. Crop Sci. 4: 580-585.
36. Manivannan, P, C. A. Jaleel, B. Sankar, A. Kishorekumar, R. Somasundaram, G. M. Alagu Lakshmanan and R. Panneerselvam. 2007. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. Colloids Surf. B. Biointer. 59: 141-149
37. Massacci, A., S. M. Nabiev, L. Pietrosanti, S. K. Nematov, T. N. Chernikova, K. Thor and J. Leipner. 2008. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiol. Biochem. 46: 189-195.
38. Michel, B. E. and M. R. Kaufman. 1973. The osmotic potential of polyethylenglycol 6000. Plant Physiol. 51: 914-916.
39. Mitchell, R. A. C., P. A. Joyce, H. Rong, V. J. Evans, P. J. Madgwick and M. A. J. Parry. 2004. Loss of decreased Rubisco phenotype between generations of wheat transformed with antisense rbcs. Ann. Appl. Biol. 145: 209-216.
40. Moussa, H. R. and S. M. Abdel-Aziz. 2008. Comparative response of drought tolerant and drought sensitive maize genotypes to water stress. Aust. J. Crop Sci. 1: 31-36.
41. Ort, D. R. 2001. When there is too much light. Plant Physiol. 125: 29-32.
42. Oukarroum, A., G. Schansker and R. J. Strasser. 2009. Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. Physiol. Plant 137: 188-199.
43. Reddy, A. R., K. V. Chaitanya and M. Vivekanandan. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J. Plant Physiol. 161: 1189-1202.
44. Sabaghpour, S. H., A. A. Mahmodi1, A. Saeed, M. Kamel and R. S. Malhotra. 2006. Study on chickpea drought tolerance lines under dryland condition of Iran. Indian J. Crop Sci. 1: 70-73.
45. Sanchez, J., M. Manzanares, E. F. de Andres, J. L. Tenorio and L. Ayerbe. 1998. A turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. Field Crops Res. 59: 225-235.
46. Saxena, N. P., L. Krishnamurthy and C. Johansen. 1993. Registration of a drought resistant chickpea germplasm. Crop Sci. 33: 1424.
47. Sikuku, P. A., G. W. Netondo, J. C. Onyango and D. M. Musyimi. 2010. Chlorophyll fluorescence, protein and chlorophyll content of three Nerica rainfed rice varieties under varying irrigation regimes. J. Agric. Biol. Sci. 5: 19-25.
48. Singleton, V. L. and A. Rossi, Jr. 1965. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-posphotungustic acid reagent. Am. J. Enol. Vitic. 16: 144.
49. Smirnoff, N. 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. New Phytol. 125: 27-58.
50. Subbarao, G. V., C. Johansen, A. E. Slinkard, R. C. Nageswara Rao, N. P. Saxena and Y. S. Chauhan. 1995. Strategies for improving drought resistance in grain legumes. Critic. Rev. Plant Sci. 14: 469-523.
51. Valentovic, P., M. Luxova, L. Kolarovic and O. Gasparikova. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. Plant Soil Environ. 52: 186-191.

Filename: 5.doc
Directory: C:\Documents and Settings\soilless.SOILLESS-AA55F9\My Documents
Template: C:\Documents and Settings\soilless.SOILLESS-AA55F9\Application Data\Microsoft\Templates\Normal.dotm
Title: بررسی آزمایشگاهی بیماری‌زایی قارچ Viegas Verticillium lecanii (Zimm
Subject:
Author: arad
Keywords:
Comments:
Creation Date: 1/16/2011 2:45:00 AM
Change Number: 1,812
Last Saved On: 2/19/2005 9:20:00 AM
Last Saved By: soilless
Total Editing Time: 1,990 Minutes
Last Printed On: 2/19/2005 9:21:00 AM
As of Last Complete Printing
Number of Pages: 18
Number of Words: 6,190 (approx.)
Number of Characters: 35,284 (approx.)