

زیست‌شناسی گیاهی، سال دوم، شماره پنجم، پاییز ۱۳۸۹، صفحه ۵۱ - ۶۲

تاریخ دریافت مقاله: ۱۳۸۹/۰۴/۳۰

تاریخ بررسی مجدد: ۱۳۸۹/۰۹/۳۰

تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۸۹/۱۰/۲۳

بررسی اثر کمبود آب بر شاخص‌های فلورسانس کلروفیل و میزان پرولین در شش ژنوتیپ جو و رابطه آن با دمای آسمانه (Canopy) و عملکرد

ابراهیم ممنوعی^۱ و رئوف سید شریفی^{۲*}

^۱ مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی جیرفت و کهنوج، جیرفت

^۲ گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل

چکیده

تنش خشکی و مبارزه با آن، از مسایل عمده‌ای است که بشر طی هزاران سال، با آن دست به گریبان بوده است. به منظور بررسی اثر کمبود آب بر شاخص‌های فلورسانس کلروفیل، عملکرد و میزان پرولین در شش ژنوتیپ جو، آزمایشی به صورت کرت‌های یک‌بار خرد شده در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار انجام گرفت. کرت‌های اصلی شامل پنج سطح آبیاری (۰، ۲۵، ۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ درصد نیاز آبی) و کرت‌های فرعی شامل شش ژنوتیپ جو (ترکمن، کارون×کویر، ریحانی، 9-74-C، گرگان-۴ و کویر×بادیا) بود. نتایج نشان داد محدودیت آبی شاخص‌های فلورسانس کلروفیل یا کارآیی فتوشیمیایی فتوسیستم II را به دلیل افزایش فلورسانس مبدا و کاهش فلورسانس ماکزیمم کاهش داد. با افزایش شدت تنش، تجمع پرولین در برگ گیاهان تحت تنش افزایش یافت، ولی ارقام از این نظر با هم اختلاف داشتند. کمبود آب موجب کاهش محتوای نسبی کلروفیل گردید. با این حال، در بین سطوح تیماری ۷۵ و ۱۰۰ درصد آبیاری، اختلاف آماری معنی‌داری مشاهده نگردید. محدودیت آبی موجب شد عملکرد دانه کاهش و دمای آسمانه به‌طور معنی‌داری افزایش یابد. هر چند ژنوتیپ‌هایی که در شرایط آبیاری کافی دارای سایه‌انداز خنک‌تری بودند، در شرایط تنش شدید، عملکرد بهتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها داشتند. مقایسه میانگین‌های اثر متقابل محدودیت آب در ژنوتیپ‌های جو نشان داد که بیشترین عملکرد دانه در کرت‌هایی برآورد گردید که ژنوتیپ‌های کارون×کویر و کویر×بادیا بدون محدودیت آبی به کار برده شدند و کمترین آن در کرت‌هایی برآورد گردید که ژنوتیپ گرگان-۴ تحت شرایط تنش یا با محدودیت کامل آبیاری به کار برده شدند.

واژه‌های کلیدی: پرولین، شاخص‌های فلورسانس کلروفیل، کمبود آب

مقدمه

برخورداری از عملکرد زیاد و مرغوبیت علوفه، ساده‌تر بودن کاشت، داشت و برداشت، دارا بودن مواد قندی و نشاسته‌ای زیاد در مقایسه با زراعت‌های دیگر، از اهمیت قابل توجهی

جو به دلیل مقاوم بودن به خشکی، تحمل خاک‌های شور و قلیایی، سهولت کشت و کار، قابلیت انبارداری بالا،

پیشنهاد شده است (Moffatt *et al.*, 1990). در حقیقت، مقدار فلورسانس کلروفیل، سالم بودن غشای تیلاکوئید و کارایی نسبی انتقال الکترون را از فتوسیستم II به فتوسیستم I نشان می‌دهد. وقتی مولکول‌های کینون (اولین کینون گیرنده الکترون فتوسیستم II (Primary quinone II electron acceptor of photosystem II) در وضعیت کاملاً اکسیده شده (وضعیت باز مرکز واکنش فتوسیستم II) هستند، سیستم دارای کمترین فلورسانس (F_0) است که بتدریج با افزایش احیا شدن این مولکول‌ها، فلورسانس افزایش می‌یابد. این روند تا احیای کامل مولکول‌های آن ادامه پیدا می‌کند. در چنین حالتی مرکز فتوسیستم در حالت احیای کامل بوده، دارای بیشترین فلورسانس (F_m) است. در واقع، تنش خشکی با تأثیر سوء که بر همانندسازی کربن می‌گذارد، ظرفیت پذیرش و انتقال الکترون را کاهش داده، در نتیجه سیستم به سرعت به F_m می‌رسد، که نتیجه آن کاهش فلورسانس متغیر (F_v) خواهد بود. از طرفی، با افزایش شدت نور، سیستم فتوسنتزی با یک روش تنظیمی برای کاهش انرژی القا شده تحریکی، انرژی مازاد را به طریق افزایش خاموشی غیر فتوشیمیایی به صورت فرآیند غیر تشعشعی از دست می‌دهد. با این مکانیسم تنظیمی، ضمن حفاظت از مرکز واکنش، موجب می‌گردد که حداقل صدمه به این مرکز وارد شود (Bhardway and Singhal, 1981). از این رو، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به صورت نسبت F_v/F_m (نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس ماکزیم) بیان می‌شود. بنابراین، تنش‌های محیطی با تأثیر بر فتوسیستم II باعث کاهش این نسبت می‌شوند (Ma *et al.*, 1995).

گزارش شده است که F_v همبستگی مثبتی با عملکرد در دمای بالا دارد، اما در شرایط کنترل شده با عملکرد دانه

در تغذیه دام و طیور برخوردار است (سید شریفی و حکم علی‌پور، ۱۳۸۹). جو از جمله گیاهانی است که در شرایط آب و هوایی کاملاً متفاوت رشد نموده و در مقایسه با گندم، نسبت به خشکی و بیماری‌ها مقاومتر است. کمبود آب با تأثیر بر مراحل مختلف رشد گیاه، از قبیل جوانه‌زنی، گل‌دهی و دوره پر شدن دانه، عملکرد نهایی را متأثر می‌سازد. میزان کاهش عملکرد به زمان، مدت و شدت تنش کم آبی بستگی دارد. باز و بسته شدن روزنه‌ها، شدت تعرق را کنترل می‌کند و در چنین شرایطی دمای سایه‌انداز افزایش پیدا می‌یابد (رابرت هی، ۱۹۹۳). گزارش شده است ارقامی که دمای سایه‌انداز بیشتری در شرایط آبیاری دارند، به طور قابل توجهی آب کمتری مصرف نموده، هدایت روزنه‌ای پایین‌تری داشتند (Blum *et al.*, 1989). برخی محققان گزارش کرده‌اند، اگر چه اختلاف دمای هوای آسمانه (canopy) در بین ارقام گندم در اوایل ظهور خوشه در شرایط تنش معنی‌دار بود، ولی رابطه معنی‌داری با کاهش عملکرد نداشت، در حالی که در شرایط بدون تنش کم آبی، کاهش عملکرد با اختلاف دمای سایه‌انداز و هوا رابطه معنی‌داری داشت (Liu and Zhang, 1994).

عده‌ای معتقدند که اختلاف دمای آسمانه یا ΔT می‌تواند شاخص خوبی برای ارزیابی تنش آبی گیاه باشد (Earl and Tollenaar, 1997).

برخی معتقدند که ΔT در پوشش با تراکم کم به دلیل تشعشع حاصل از سطح خاک، بیشتر از پوشش گیاهی با تراکم زیاد بود (Hanson *et al.*, 1979).

امروزه، فلورسانس کلروفیل (Chlorophyll fluorescence) به عنوان یک معیار سنجش برای اندازه‌گیری تأثیر تنش‌های محیطی، از جمله تنش آب بر گونه‌های زراعی و تعیین میزان مقاومت به خشکی آنها

غشای میتوکندری‌ها (Ramzi and Morales., 1988) و اختلال در سنتز پروتئین (Paleg and Spinal, 1981) کاهش می‌یابد. البته، پرولین در تنظیم اسمزی، جذب آمونیاک حاصل از تجزیه پروتئین و همچنین در تولید انرژی در موارد خاص نقش دارد.

نتایج بیشتر بررسی‌ها گویای آن است که کمبود آب به علت کاهش دادن محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی (Burse, 1991)، کاهش در فعالیت آنزیم‌های فتوسنتزی، به ویژه آنزیم رویسکو (Fendina *et al.*, 1993)، کاهش فتوسنتز و رشد (Cronic and Massacci, 1996) نتیجه خود را به صورت کاهش عملکرد نمایان می‌سازد. بر اساس برخی گزارش‌ها کمبود آب در مرحله گل‌دهی اثر معنی‌داری بر تعداد دانه در خوشه داشته، ولی در مرحله بعد از گل‌دهی، وزن دانه را به طور معنی‌داری کاهش می‌دهد (Mohammad *et al.*, 1996). نتایج بررسی‌ها در گندم و جو نشان داد که در شرایط محدودیت آبی عملکرد دانه کاهش می‌یابد (Bhardway and Singhal, 1981; Blum *et al.*, 1989). کاهش عملکرد دانه بر اثر تنش خشکی در گندم (Habash, 1995) و کاهش تعداد خوشه بارور بر اثر کمبود آب ناشی از افزایش تلفات پنجه‌ها (Paleg and Spinal, 1981). طی بررسی‌های مختلف گزارش شده است. این آزمایش به منظور بررسی اثر کمبود آب بر عملکرد، شاخص‌های فلورسانس کلروفیل، دمای آسمانه و میزان پرولین ژنوتیپ‌های جو در شرایط آب و هوایی کرج اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

آزمایش در سال زراعی ۱۳۸۱ در مزرعه ۴۰۰ هکتاری مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج اجرا

همبستگی منفی نشان می‌دهد (Moffatt *et al.*, 1990). بر اساس برخی گزارش‌ها ارقام متحمل به شوری جو نسبت Fv/Fm بالاتری نسبت به ارقام حساس دارند. به عبارت دیگر، کارآیی سیستم نوری II در رقم مقاوم بیشتر بوده است (Ramzi and Morales, 1994).

اظهار شده است که بر اثر تنش آبی محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a و b) در برگ‌ها کاهش می‌یابد (Burse, 1991). عده‌ای معتقدند که شاخص‌های فلورسانس کلروفیل بر اثر تنش‌های ناشی از کمبود آب یا افزایش درجه حرارت تحت تأثیر قرار می‌گیرد (Yordanov *et al.*, 1997, 1999).

امروزه، یکی از شاخص‌های ارزیابی برای گزینش ارقام تحت شرایط خشکی، تجمع پرولین در اندام‌های مختلف گیاهی است (Leinhose and Bergman, 1995). برخی بررسی‌ها نشان داد که انباشتگی میزان پرولین با میزان تحمل به خشکی گیاه ارتباط مستقیم دارد (Van Rensburg *et al.*, 1993). در این زمینه گزارش‌هایی وجود دارد مبنی بر اینکه، پرولین اثر منفی نمک کلروسدیم و تنش آبی را بر تثبیت کربن اصلاح نموده، می‌تواند کاهش فعالیت آنزیم رویسکو را تحت چنین شرایطی تعدیل نماید (Fendina *et al.*, 1993).

اظهار شده است که تنظیم اسمزی سیتوپلاسم به وسیله افزایش مقدار بتائین و پرولین صورت می‌گیرد (Rhodes and Hanson, 1993). به عبارتی، در شرایط تنش، تجمع پرولین سریع‌تر از اسید آمینه‌های دیگر رخ می‌دهد (Leinhose and Bergman, 1995). تجمع پرولین نتیجه هیدرولیز پروتئین‌ها بوده و مسیر پیشنهادی تولید آن از گلوتامیک اسید گزارش شده است (Mureiel, 1984)، که در شرایط تنش، اکسیداسیون پرولین به علت به هم ریختن

محسوب می‌شود. به منظور تعیین ویژگی‌های خاک منطقه مورد نظر، قبل از کشت از نقاط مختلف مزرعه در چهار عمق متفاوت، نمونه‌برداری به وسیله اوگر یا مته نمونه‌برداری (Auger) انجام شد که نتایج حاصل از آن در جدول ۱ آمده است.

گردید. بر اساس آمار آب و هوا و با توجه به منحنی آمبریوترمیک، منطقه مورد نظر با داشتن ۱۵۰ تا ۲۰۰ روز خشک، جزو مناطق با آب و هوای مدیترانه‌ای گرم و خشک محسوب می‌شود، لیکن با داشتن زمستان سرد و مرطوب و تابستان گرم و خشک جزو مناطق نیمه خشک

جدول ۱ - مشخصات فیزیکی و شیمیایی خاک محل آزمایش

عمق خاک cm	بافت خاک	جرم حجمی ظاهری g/cm ³	درصد وزنی رطوبت در ظرفیت زراعی	درصد وزنی رطوبت در نقطه پژمردگی	EC Ds/m	اسیدیته خاک	مجموع آنیون‌ها meq/lit	مجموع کاتیون‌ها meq/lit
۰-۲۰	لوم	۱/۳	۲۱/۸	۱۲/۴	۱/۶۳	۸	۲۵/۷	۲۴/۶
۲۰-۴۰	لوم	۱/۳	۲۲/۴	۱۲/۵	۱/۸۱	۸	۲۴/۵	۳۲/۲
۴۰-۶۰	لوم	۱/۳	۲۳/۲	۱۲/۵	۱/۴۶	۸/۱	۱۴	۲۸/۳
۶۰-۸۰	لوم	۱/۳	۲۳	۱۳	۱/۴۶	۸/۱	۱۴	۲۸/۳
میانگین	لوم	۱/۳	۲۲/۶	۱۲/۶	۱/۵۹	۸/۰۵	۱۹/۵۵	۲۵/۸۵

$$T = ETC \times \text{درصد تیمار}$$

$$\text{ارتفاع آبیاری} = (T-P) \times 1/2$$

ETC, KC, T و P به ترتیب نیاز آبی گیاه، ضریب گیاهی، مقدار آب تیمار و مقدار بارش مؤثر هستند. برای محاسبه حجم آبیاری از (Washington Stage W.S.C College)، فلوم تیپ III استفاده گردید؛ به طوری که بعد از نصب و تراز طولی و عرضی، با قرائت ارتفاع از روی خط کش فلوم و جایگزینی آن در فرمول $Q = 3/79 \times (H)^{2/7.9}$ مقدار دبی آب وارد شده به کرت محاسبه می‌شود (در این فرمول H و Q به ترتیب ارتفاع جریان آب در روی اشل بر حسب سانتی‌متر، دبی جریان در حال عبور از فلوم بر حسب لیتر بر ثانیه هستند) چون دبی جریان آب در جوی ثابت نبود، پس ارتفاع آب از اشل، هر دقیقه یک‌بار قرائت

پس از انجام عملیات زراعی، بنا به توصیه مؤسسه آب و خاک کرج معادل ۲۰۰ کیلوگرم فسفات آمونیوم، ۱۰۰ کیلوگرم سولفات پتاسیم، ۴۰ کیلوگرم سولفات روی و ۲۰۰ کیلوگرم اوره در هکتار (نصف آن همزمان با کشت و بقیه در زمان ساقه روی) به خاک اضافه گردید.

در این بررسی تبخیر و تعرق مبنای اساس حاصل ضرب تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A در ضریب تشتک، طبق رابطه زیر محاسبه گردید.

$$ETP = KP \times E_{pan}$$

در این رابطه، ETP، E_{pan} و KP به ترتیب تبخیر و تعرق مبنای تبخیر از تشتک و ضریب تشتک است. نیاز آبی گیاه طبق فرمول زیر محاسبه گردید.

$$ETP \times KC = ETC$$

شاخص‌های فلورسانس کلروفیل (Fv, Fm, Fo) و (Fv/Fm) با استفاده از دستگاه تنش سنج (Plant stress meter) اندازه‌گیری شد. مدت سازگاری برگ‌ها به تاریکی ۳۰ دقیقه، شدت نور دستگاه ۴۰۰ میکرو اینشتین بر متر مربع بر ثانیه و مدت تابش ۲ ثانیه تنظیم گردید. برای ارزیابی میزان تجمع پرولین به عنوان یک عامل مهم در برآورد میزان مقاومت به خشکی در مرحله خوشه‌دهی، تعداد ۱۵ برگ پرچم از هر کرت نمونه‌برداری و بلافاصله به آزمایشگاه منتقل شدند. سپس با استفاده از روش Bates (۱۹۷۳) از نمونه‌های مذکور پرولین استخراج گردید. برای تجزیه و تحلیل داده‌ها و رسم نمودارها از نرم‌افزارهای SAS و Excel استفاده گردید.

نتایج

تغییرات ΔT

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها (جدول ۲) نشان داد که محدودیت آبی اثر معنی‌داری بر ΔT دارد؛ به طوری که با افزایش سطوح تنش مقدار ΔT به صورت معنی‌داری افزایش یافت (شکل ۱).

از طرفی، نتایج نشان داد که در شرایط تنش شدید ΔT ارتباطی با عملکرد ندارد، در صورتی که در شرایط آبیاری کافی ΔT با عملکرد رابطه مستقیمی نشان داد؛ به طوری که دو رقم کارون×کویر و ریحانی که در شرایط آبیاری کافی ΔT بالاتری داشتند، عملکرد بالاتری در شرایط تنش نشان دادند (شکل ۲).

می‌شد. سپس میانگین آنها به عنوان ارتفاع، در معادله قرار می‌گرفت. بنا به توصیه بخش فنی مهندسی مؤسسه، راندمان آبیاری ۸۰٪ در نظر گرفته شد.

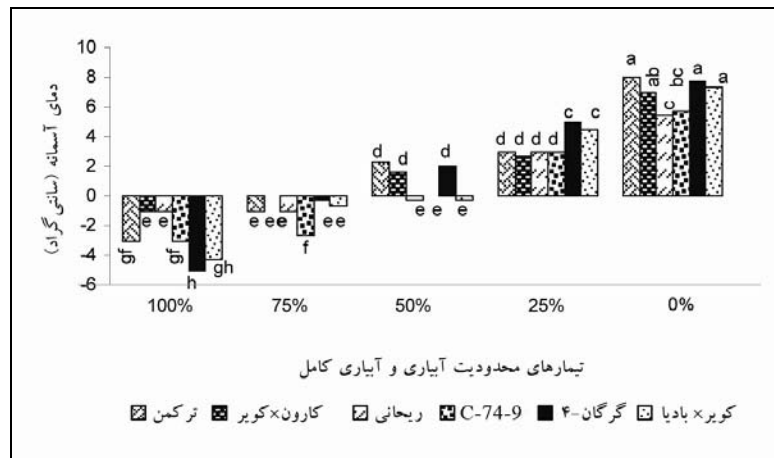
در این آزمایش، سطوح آبیاری در کرت‌های اصلی در پنج سطح بر اساس تبخیر از تشتک تبخیر (۰، ۲۵، ۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ درصد نیاز آبی) و ژنوتیپ‌های جو در شش سطح شامل (ترکمن، کارون×کویر، ریحانی، C-74-9، گرگان-۴ و کویر×بادیا) بودند. هر کرت شامل ده خط کشت به طول ۱۶ متر و فاصله بین ردیف ۰/۲۵ متر بود. فاصله بین کرت‌های اصلی ۳ متر و بین تکرارها ۵ متر در نظر گرفته شد. اعمال تیمار پس از استقرار گیاه، همزمان با رشد گیاه در بهار قبل از ساقه روی انجام گرفت. برای اندازه‌گیری عملکرد پس از حذف حاشیه و ۰/۵ متر از ابتدای و انتهای هر کرت به عنوان حاشیه، برداشت از خطوط اصلی انجام و عملکرد تعیین شد. دمای سایه‌انداز در مرحله خوشه‌دهی با استفاده از دماسنج مادون قرمز در ساعت ۱۲-۱۴ اندازه‌گیری شد. ΔT از تفاضل دمای سایه‌انداز و دمای هوا به دست آمد.

مقدار کلروفیل برگ پرچم با استفاده از دستگاه کلروفیل متر دستی (Soil and Plant or SPAD.502 Analysis Division) در زمان خوشه‌دهی و نیز یک هفته پس از آن اندازه‌گیری شد. شایان ذکر است که نتایج حاصل از اندازه‌گیری کلروفیل به روش SPAD می‌تواند با برآورد مقدار کلروفیل به روش عصاره‌گیری مرتبط باشد؛ به طوری که با مقایسه بین نتایج قرائت SPAD و تعیین کلروفیل به روش عصاره‌گیری یک همبستگی معنی‌داری ($R^2=0.95$) گزارش شده است (Yadava, 1989).

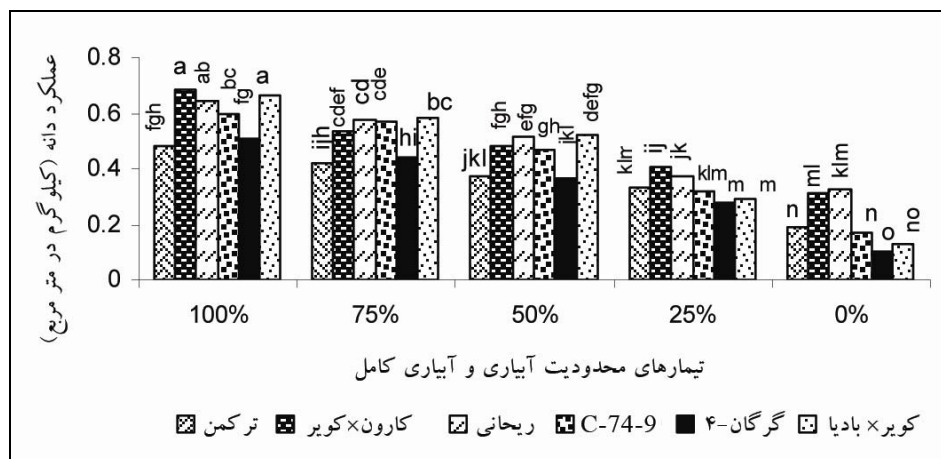
جدول ۲- تجزیه واریانس اثر کمبود آبی بر عملکرد دانه، شاخص‌های فلورسانس کلروفیل و میزان پرولین ارقام جو

منابع تغییرات	درجه آزادی	اختلاف دمایی آسمانه (ΔT)	قرائت SPAD	Fv/Fm	پرولین	عملکرد دانه
تکرار	۲	۰/۲۰۸ ^{n.s}	۵۷/۴۹*	۰/۰۰۱ ^{n.s}	۲۰/۹۱ ^{n.s}	۰/۸۳**
کمبود آب	۴	۲۵۶/۷۱**	۲۲۹/۶**	۰/۳۴۹**	۳۶۴۱۲	۰/۴۳**
خطا	۸	۱/۴۷	۷/۵۱۷	۰/۰۰۱	۱۹/۳۶	۰/۰۱۳
رقم	۵	۱۶/۲۹**	۳۰/۵**	۰/۳۱**	۳۳/۱۱*	۰/۸۶**
کمبود آب×رقم	۲۰	۴/۱۹**	۳/۲۴ ^{n.s}	۰/۰۰۳**	۷/۷۹ ^{n.s}	۱۲/۰۱۴**
خطا	۵۰	۰/۹۶	۷/۶۷	۰/۰۰۱	۱۴/۳۸	۰/۱۱۱

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد



شکل ۱- مقایسه میانگین اختلاف دمایی آسمانه ژنوتیپ‌های مختلف در شرایط سطوح مختلف آبیاری



شکل ۲- مقایسه میانگین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های مختلف در شرایط سطوح مختلف آبیاری

محتوای نسبی کلروفیل

مقدار کلروفیل است؛ هر چند که بین سطوح ۵۰ تا ۱۰۰ درصد نیاز آبی اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۳).

بررسی محتوای نسبی کلروفیل ارقام در تیمارهای مختلف آبی نشان داد، که با افزایش محدودیت آب، قرائت SPAD عدد کوچکتري را نشان داده که حاکی از کاهش

جدول ۳- مقایسه میانگین اثر کمبود آبی بر عملکرد دانه، شاخص‌های فلورسانس کلروفیل و میزان پرولین ارقام جو

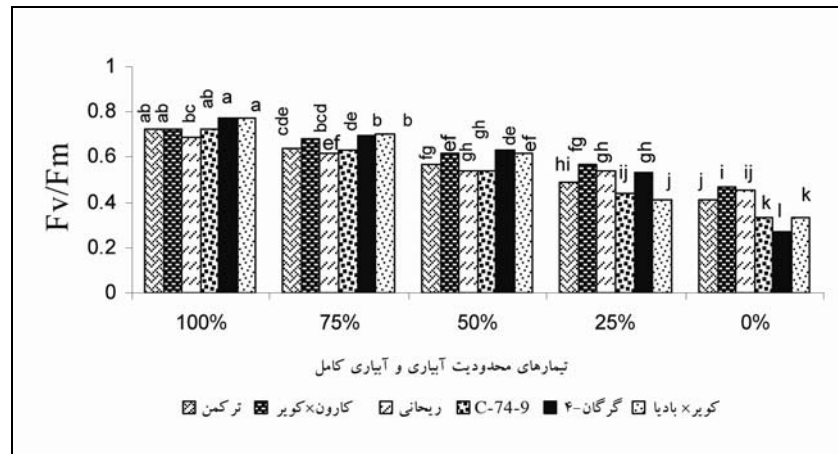
عملکرد gr/m ²	پرولین μg.g ⁻¹ fw	شاخص‌های فلورسانس کلروفیل				قرائت SPAD	ΔT (°C)	
		F _o	F _m	F _v	F _v /F _m			
۰/۶۳۵ a	۴۳/۵۷ e	۰/۳۰ e	۱/۱۳ a	۰/۸۳ a	۰/۷۳ a	۵۴/۷۶ a	-۲/۸۹ d	%۱۰۰
۰/۵۴ b	۶۶/۸۳ d	۰/۳۶ d	۱/۱۱ a	۰/۷۵ b	۰/۶۷ b	۵۳/۷۴ a	-۰/۲۸ c	%۷۵
۰/۴۵۸ bc	۸۴/۴۹ c	۰/۴۵ c	۱/۰۹ a	۰/۶۴ c	۰/۵۹ c	۵۳/۱۹ ab	۰/۸۹ c	%۵۰
۰/۳۶۵ c	۱۳۱ b	۰/۵۲ b	۱/۰۵ a	۰/۵۳ d	۰/۵۰ d	۵۰/۱۴ b	۳/۵۳ b	%۲۵
۰/۱۸۶ d	۱۵۲ a	۰/۶۳ a	۰/۹۱ b	۰/۲۸ e	۰/۳۰ e	۴۵/۹۶ c	۷/۱۱ a	صفر
۰/۳۶ b	۹۴/۹۸ ab	۰/۴۶ b	۱/۰۸ c	۰/۶۲ b	۰/۵۷ b	۵۲/۹۹ a	۳/۰۷ a	ترکمن
۰/۴۸ a	۹۷/۱۶ a	۰/۵۴ a	۱/۱۶ b	۰/۷۳ a	۰/۶۲ a	۵۱/۳۲ ab	۱/۲۷ cd	کارون×کویر
۰/۴۶ a	۹۶/۶۲ a	۰/۴۱ bc	۰/۹۹ d	۰/۵۸ c	۰/۵۸ b	۵۳/۴۸ a	۰/۴۷ d	ریحانی
۰/۴۹ a	۹۵/۸۳ ab	۰/۴۳ cd	۰/۹۲ e	۰/۴۹ c	۰/۵۳ c	۵۱/۱۳ ab	۰/۶ d	ژنوتیپ‌های جو
۰/۳۳ b	۹۲/۹۵ b	۰/۵۴ a	۱/۲۷ a	۰/۷۳ a	۰/۵۷ b	۵۰/۷۴ ab	۲/۶۷ ab	گرگان-۴
۰/۴۹ a	۹۵/۹۵ ab	۰/۴۱ d	۰/۹۳ e	۰/۴۹ c	۰/۵۲ c	۴۹/۶۹ b	۱/۹۷ bc	کویر×بادیا

میانگین‌های با حروف غیر مشترک در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم دارند.

کارآیی فتوشیمیایی فتوسیستم II (F_v/F_m)

به هر حال، اختلاف معنی‌داری بین ارقام در شرایط تنش شدید مشاهده گردید (جدول ۳). متأثر شدن کارآیی فتوشیمیایی فتوسیستم II (F_v/F_m) در سطح احتمال ۱٪ (جدول ۲) از کمبود آب و مقایسه میانگین‌ها (جدول ۳) نشان داد که با محدودیت آبی کارآیی این سیستم به دلیل بازدارندگی نوری کاهش می‌یابد (شکل ۳). نتایج نشان می‌دهد که تحت شرایط محدودیت آبی، اختلاف بین F_o و F_m یعنی F_v کاهش پیدا می‌کند و این امر به خاطر افزایش

F_o و کاهش F_m بوده است؛ در بین تیمارهای مختلف آبیاری نیز با افزایش محدودیت آب، نسبت F_v/F_m کاهش یافت (جدول ۳). ارقام کارون×کویر، ترکمن، گرگان-۴ و ریحانی بیشترین مقدار F_v/F_m را در شرایط تنش شدید داشتند (جدول ۳). بالا بودن کارآیی فتوشیمیایی فتوسیستم II این ارقام نشان می‌دهد که مقدار فتوسنتز آنها بالاتر بوده است به طوری که عملکرد آنها در شرایط تنش شدید نیز بیشتر از دیگر ارقام مورد بررسی بود (شکل ۲).



شکل ۳- مقایسه میانگین Fv/Fm ژنوتیپ‌های مختلف در شرایط سطوح مختلف آبیاری

افزایش ΔT بروز می‌کند که همراه با تنش حرارتی است (Gloestani and Assad, 1998; Blum *et al.*, 1989; Liu and Zhang, 1994). نتایج مشابهی نیز توسط دیگر محققان گزارش شده است (Gloestani and Assad, 1998). بر اساس برخی گزارش‌های Blum و همکاران (۱۹۸۹) به نظر می‌رسد ارقامی که در شرایط آبیاری کافی ΔT بالاتری نشان دادند، هدایت روزنه‌ای پایین‌تری دارند و به طور قابل توجهی آب کمتری استفاده می‌کنند و این ارقام با مصرف آب کمتر، مقدار بیشتری از آن را برای مراحل بعدی رشد نگه می‌دارند. برخی معتقدند که تغییرات دمای آسمانه در شرایط تنش خشکی یک رابطه خطی با کاهش عملکرد نشان نداد، اما در شرایط غیر تنش، مقدار اختلاف دمای وارسته‌های حساس از مقاوم کمتر بود و یک رابطه خطی با کاهش عملکرد نشان داد (Gefferies, 1997).

بررسی محتوای نسبی کلروفیل

اظهار شده است که بر اثر تنش آبی محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a و b) در برگ‌ها کاهش می‌یابد (Burge, 1991). به نظر می‌رسد که در شرایط تنش

میزان پرولین

معنی‌دار شدن میزان پرولین ارقام مورد بررسی در سطح احتمال یک درصد در شرایط محدودیت آبی (جدول ۲) و مقایسه میانگین‌ها (جدول ۳) نشان داد که با افزایش سطوح تنش مقدار پرولین افزایش یافت؛ به طوری که ارقامی که در تیمار آبیاری کافی قرار گرفتند، با میانگین ۴۳/۵۷ میکروگرم در گرم وزن تر، کمترین مقدار پرولین را داشتند، در حالی که در تیمار تنش شدید با میانگین ۱۵۲ میکروگرم در گرم وزن تر، بیشترین مقدار را نشان دادند. از آنجا که پرولین در تنظیم اسمزی نقش دارد (Ma *et al.*, 1995) به نظر می‌رسد برتری عملکرد دو رقم کارون × کوبیر و ریحانی در شرایط تنش شدید نسبت به سایر ارقام، با برتری نسبی پرولین این ارقام در شرایط تنش ارتباط داشته باشد (جدول ۳).

بحث

بررسی تغییرات ΔT

افزایش در ΔT در شرایط کمبود آب ناشی از کاهش تعرق به واسطه بسته شدن روزنه‌هاست. از آنجا که تعرق فرآیندی گرماگیر است، پس کاهش تعرق به صورت

مربوط به افزایش شدید انرژی برانگیختگی غیرتشنه‌شعی می‌شود که منجر به آزادسازی انرژی به صورت حرارتی می‌شود (Mohammad *et al.*, 1996). نتایج مشابهی نیز طی بررسی‌های مختلف گزارش شده است (فرداد و شیردلی، ۱۳۷۴؛ Legg *et al.*, 1996; Mohammad *et al.*, 2000). برخی گزارش کردند که ارقام متحمل به شوری و خشکی جو نسبت F_v/F_m بالاتری نسبت به ارقام حساس دارند، به عبارت دیگر، کارآیی سیستم نوری II در رقم مقاوم بیشتر بوده است (Ramzi and Morales, 1994).

میزان پرولین

افزایش میزان پرولین بر اثر تنش خشکی در گندم و جو توسط محققان مختلف گزارش شده است (صفایی و غدیری، ۱۳۷۰؛ Mohammad *et al.*, 1994; Cecile *et al.*, 1996). عده‌ای معتقدند پرولین می‌تواند اثر منفی تنش آبی را بر تثبیت کربن اصلاح نماید (Fendina *et al.*, 1993).

جمع‌بندی

با توجه به نتایج حاصل، محدودیت آبی اثر معنی‌داری بر ΔT ، قرائت SPAD، کارآیی فتوشیمیایی فتوسیستم II، میزان پرولین و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های مورد بررسی جو داشت. مشخص گردید ارقامی که در شرایط آبیاری کافی ΔT بالاتری نشان دادند، به علت هدایت روزنه‌ای پایین‌تر، به‌طور قابل توجهی آب کمتری استفاده می‌کنند و این ارقام با مصرف آب کمتر، مقدار بیشتری از آن را برای مراحل بعدی رشد نگه می‌دارند. همچنین، در شرایط تنش، کاهش قرائت SPAD می‌تواند ناشی از کاهش فتوسنتز خالص یا

ملایم، کاهش میزان فتوسنتز خالص گیاه در درجه اول، ناشی از بسته شدن روزنه‌ها باشد، اما در شرایط محدودیت شدید آبی، اثر روزنه‌ای ممکن است با افزایش مقاومت مزوفیلی (Mureiel, 1984) و تأثیر سوءای که تنش بر غشای تیلوکوئیدها (روبرت هی، ۱۹۹۳) می‌گذارد، تشدید شود. کاهش قرائت SPAD و کاهش سبز بودن گیاه می‌تواند در نتیجه تخریب کلروفیل به واسطه محدودیت شدید آبی باشد (Yadava, 1989; Umedi, 1989) که به کاهش فتوسنتز خالص منجر خواهد شد (Ma *et al.*, 1995; Johnson *et al.*, 2002; Legg *et al.*, 2000).

برخی محققان گزارش کرده‌اند که بوته‌های جو تحت تنش، کلروفیل کمتری نشان دادند. آنها معتقدند با استمرار تنش، برگ‌ها زودتر از سایر اندام‌ها از بین می‌رود و فتوسنتز کاهش یافته، محتوی کلروفیل کمتر می‌شود (Bergman and Leinhos, 1995). البته، به نظر می‌رسد در شرایط تنش شدید، محتوای نسبی کلروفیل به تنهایی نمی‌تواند برآورد درستی از عملکرد را نشان دهد، بلکه توان فتوسنتزی برگ پرچم قبل از گرده‌افشانی، همچنین توان ذخیره‌سازی مواد پرورده و قابلیت انتقال مجدد آنها به مخازن فیزیولوژیک نیز حایز اهمیت است (روبرت هی، ۱۹۹۳).

بررسی کارآیی فتوشیمیایی فتوسیستم II (F_v/F_m)

بازدارندگی نوری با کاهش کارآیی مصرف فوتون‌ها به وسیله فتوسیستم II مشخص می‌شود. کاهش کارآیی فتوسیستم II در دو وضعیت رخ می‌دهد: اول زمانی که برگ‌ها به‌طور ناگهانی در معرض نور شدید قرار گیرند که به مرکز فتوسیستم II صدمه می‌زند و دوم وقتی که در معرض محدودیت آبی واقع شوند. در این حالت، کاهش

عملکرد دو ژنوتیپ کارون×کویر و ریحانی در شرایط تنش شدید نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها، به دلیل داشتن چنین ویژگی‌هایی باشد.

کاهش مقادیر کلروفیل بر اثر تخریب آن به واسطه کم آبی باشد. در ضمن، ارقام با نسبت بالای F_v/F_m و بیشترین توان در تولید پرولین در شرایط تنش، قادر بودند از کاهش عملکرد کمتری برخوردار باشند. به نظر می‌رسد برتری

منابع

- صفایی، ه. و غدیری، ح. (۱۳۷۰) اثرات تنش رطوبتی خاک روی پاره‌ای از صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی شش رقم گندم در گلخانه. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۶(۲): ۳۷-۳۲.
- فرداد، ح. و شیردلی، ع. (۱۳۷۴) اثر دور آبیاری بر عملکرد محصول دانه جو و رشد آن. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۶(۱): ۱۲۱-۱۳۲.
- Bates, L. (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 39: 205-207
- Bhardway, R. and Singhal, G. (1981) Effect of water stress on photochemical activity of chloroplasts during greening etiolated barley seedlings. *Plant Cell Physiology* 22 (2): 155-162.
- Blum, A., Shpiler, L., Golan, A. and Mayer, J. (1989) Yield stability and canopy temperature of heat genotypes under drought stress. *Field Crop Research* 22: 289-286.
- Burce, J. A. (1991) Comparative responses of leaf conductance to humidity in single attached leaves. *Journal of Experimental Botany* 32: 629-634.
- Cecile, B., Patrick, C. and Chavargieff, P. (1994) Light stress and oxidative cell damage in photoautotrophic cell suspension of *Euphorbia characias*. *Plant Physiology*. 106: 941-946.
- Cronic, C., and Massacci, A. (1996) Leaf photosynthesis under droghut stress. In: *Photosynthesis and the environment* (ed. Baker, N. R.) 347-366. Kluwer Academic Publishing. Dordrecht-Boston-London.
- Earl, H. and Tollenaar, L. (1997) Maize leaf absorption of photosynthetically active radiation and its estimation using a chlorophyll meter. *Crop Science* 37: 436-440.
- رابرت هی. (۱۹۹۳) مقدمه‌ای بر فیزیولوژی عملکرد گیاهان زراعی، ترجمه امام، ی. و نیک‌نژاد، و. انتشارات دانشگاه شیراز، شیراز.
- سید شریفی، ر. و حکم‌علی‌پور، س. (۱۳۸۹) زراعت گیاهان علوفه‌ای. انتشارات دانشگاه محقق اردبیلی و عمیدی، تبریز.
- Fendina, I. S., Tsonev, T. and Guleva, E. L. (1993) The effect of pretreatment with praline on the responses of (*Pisum sativum* L.) to salt stress. *Photosynthetica* 29:521-527.
- Gefferies, R. A. (1994) Drought and chlorophyll fluorescence in field-grown potato. *Plant Physiology* 90: 93-97.
- Gloestani, S. and Assad, M. T. (1998) Evaluation of four screening techniques for drought resistance and their relationship to yield reduction in wheat. *Euphytica* 103: 293- 299.
- Habash, D. (1995) Increased capacity for photosynthesis in wheat grown at elevated CO₂: the relation between electron transfer and carbon metabolism. *Planta* 197: 482-522.
- Hanson, A., Nelson, C. A., Pederson, A. and Everson, E. (1979) Capacity for praline accumulation during water stress in barley and implication for breeding for drought resistance. *Cab Abstract* 1979-1981.
- Johnson, R., Frey, N. M. and Dale, N. (2002) Effect of water stress on photosynthesis and transpiration of flag leaves and spikes of barley and wheat. *Crop Science* 5: 728-731.
- Legg, B. J., Day, W. D., Lawlor, W. and Parkinson, K. J. (2000) The effects of drought on barley growth: models and measurements showing the relative importance of leaf area

- and photosynthetic rate. *The Journal of Agricultural Science* 92: 703-716.
- Leinhose, V. and Bergman, H. (1995) Changes in the yield lignin content and protein pattern of barley induced by drought stress. *Angewandte-Botanik* 69: 206-210.
- Liu, X. Z. and Zhang, L. G. (1994) Differences in diurnal changes in canopy temperature of winter wheat under water stress condition. *Journal of Plant Physiology* 27: 626-631.
- Ma, B. L., Morison, M. J. and Videng, H. D. (1995) Leaf greenness and photosynthetic rates in soybean. *Crop Science* 35: 1411-1414.
- Moffatt, J., Sears, M. R. G. and Paulsen, G. (1990) Wheat height temperature tolerance during reproductive growth. I: Evaluation by chlorophyll fluorescence. *Crop Science*: 881-885.
- Mohammad, J., Naziri, M., Nazir, A., Shah, D. and Jamal, H. (1996) Wheat yield component as affected by low water stress at different growth stage. *Sarhad Journal Agriculture* 12: 19-26.
- Mureiel, J. (1984) Free proline and reducing sugars accumulation in water stress. *Ser-Agricola* 29:39-46.
- Paleg, L. and Spinal, D. (1981) The physiology and biochemistry of drought resistance in plant. *Academic Press* 89-101.
- Ramzi, B. and Morales, F. (1994) Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley. *Plant Physiology* 104: 667-673.
- Rhodes, D. and Hanson, A. D. (1993) Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Plant Physiology* 44: 357-384.
- Umedi, L. V. (1989) A rapid and nondestructive method to determine response to water deficit in the barley plant. *Crop Science* 35:655-650.
- Van Rensburg, L. Kruger, C. H. and Kruger, H. (1993) Proline accumulation as drought-tolerance selection criterion: its relationship to member integrity and chloroplast ultrastructure in *Nicotiana tabacum* L.. *Journal of Plant Physiology* 141:188-194.
- Yadava, U. (1989) A rapid and nondestructive method to determine chlorophyll in intact leaves. *Horticulture Science* 21: 1449-1450.
- Yordanov, I., Tsonev, T., Merakchiska-Nicolav, V. and Georgieva, K. (1997) Gas exchange and chlorophyll fluorescence during water and high temperature stresses and recovery probable protective effect of carbamide cytokinin 4-PU30. *Photosynthetica* 33: 423-431.
- Yordanov, I., Velikova, V. and Tsoner, T. (1999) Influence of drought, high temperature and carbamide cytokinin 4-PU-30 on photosynthetic activity of plants. I. changes in chlorophyll fluorescence quenching. *Photosynthetica* 37: 447-457.