

بررسی پارامترهای فتوسنتزی در مراحل فنولوژیک ارقام گیاه نخود تحت شرایط تنش کم آبی

محمد علیزاده^۱، مجید رستمی بروجنی^۲، نظام آرمند^{۳*} و سعیدرضا حسین زاده^۳

۱- دانشجوی کارشناسی ارشد فیزیولوژی گیاهی، گروه زیست شناسی، دانشگاه ملایر

۲- گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر

۳- گروه زیست شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه صنعتی خاتم الانبیاء بهبهان

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۷/۲۹

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۱۱/۲۳

چکیده

کمبود آب مهمترین عامل محدودکننده پاسخ‌های رشدی، فتوسنتزی و تولید محصول در گیاهان می‌باشد. نتایج بررسی‌ها مؤید این است که تنش خشکی شدید نقش مؤثری در کاهش شدید ظرفیت فتوسنتزی گیاهان دارد. به این منظور، مطالعه‌ای با هدف بررسی اثر تنش خشکی بر شاخص‌های فتوسنتزی (تعرق، فتوسنتز خالص، CO_2 درون سلولی، محتوای کلروفیل و عملکرد فتوسیستم II) ارقام گیاه نخود در ۳ مرحله گیاهچه‌ای، گلدهی و غلاف‌دهی انجام شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۳ تکرار در شرایط کنترل شده در سال ۱۳۹۴ به اجراء درآمد. دو فاکتور مورد آزمایش در این مطالعه شامل ارقام نخود زراعی (عادل، آزاد و کرج) و تنش خشکی در ۵ سطح ۲۰، ۴۰، ۶۰، ۸۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی بود. نتایج نشان داد که تنش خشکی در مراحل گیاهچه‌ای، گلدهی و غلاف‌دهی ارقام نخود منجر به کاهش معنی‌دار تمامی شاخص‌های فتوسنتزی مورد بررسی شد. رقم کرج با توجه به برتری در بیشتر صفات مورد بررسی در مقایسه با دیگر ارقام به عنوان رقم متحمل به تنش خشکی معرفی می‌گردد.

واژگان کلیدی: تعرق، تنش‌های محیطی، حبوبات، فلورسانس کلروفیل، رنگیزه‌های فتوسنتزی.

* نویسنده مسئول: نظام آرمند، آدرس پست الکترونیکی: armandnezam@yahoo.com

در شرایط تنش خشکی نشان دهنده کاهش میزان انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I است (Zlatev and Yordanov, 2004). نتایج حاصل از چندین بررسی نشان داده است که کمپلکس آزاد کننده اکسیژن و مراکز واکنش فتوسیستم II تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفته و تخریب می‌شود. برخی از این تخریب‌ها به پروتئین D₁ برمی‌گردد که در ساختمان فتوسیستم II قرار دارد (Lu et al., 2002). در شرایط تنش خشکی ثبات خصوصیات فیزیولوژیک و حفظ توان فتوستتزی گیاه اهمیت زیادی در مطالعات مرتبط با تحمل به خشکی و انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم جهت کشت دارد (Rahbarian et al., 2011). از دیگر پیامدهای تنش خشکی کاهش محتوای رنگدانه‌های فتوستتزی در اثر افزایش گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن (ROS) و ایجاد تنش اکسیداتیو است (Armand et al., 2015). رادیکال‌های آزاد اکسیژن با پراکسیداسیون و تجزیه کلروفیل‌ها منجر به کاهش واکنش‌های نوری فتوستتز و کاهش تولید مواد پرانرژی مورد نیاز از قبیل NADPH و ATP برای واکنش‌های تاریکی فتوستتز (چرخه بنسون-کالوین) می‌شوند (Hosseinzadeh et al., 2016). گزارشات متعددی اشاره دارد به اینکه حفظ محتوای رنگدانه‌های فتوستتزی از قبیل کلروفیل a, b و کاروتنوئید در شرایط تنش خشکی به ثبات فتوستتز کمک می‌کند (Beyk Khurmizi et al., 2013; Hosseinzadeh et al., 2014). بسیاری از مطالعات استفاده از ظرفیت فتوستتزی، فلورسانس کلروفیل و محتوای کلروفیل کل در گیاه را به عنوان روشی ساده برای گزینش ژنوتیپ‌های متحمل و حساس به تنش خشکی پیشنهاد می‌دهند (Ashraf et al., 2007; Flexas and Medrano, 2008; Armand et al., 2015). با توجه به اینکه یکی از مشکلات عمده کشاورزی در ایران کمبود آب می‌باشد و مهمترین اثر تنش خشکی کاهش معنی‌دار شاخص‌های فتوستتزی و فیزیولوژیکی در گیاهان است. تحقیق حاضر با هدف بررسی اثرات تنش خشکی بر خصوصیات فتوستتزی (فتوستتز

حبوبات با توجه به خصوصیات غذایی قابل ملاحظه نظیر مواد مغذی (پتاسیم، فسفر، آهن و روی)، ویتامین‌ها و همچنین اسید آمینه‌های لوسین و تریپتوفان اهمیت ویژه‌ای در نظام‌های کشاورزی کشورهای در حال توسعه دارند (Parsa and Bagheri, 2008). در این بین نخود زراعی (*Cicer arietinum* L.) گیاهی است یکساله، سرمادوست، خودگرده‌افشان، دیپلوئید و دارای ژنوم نسبتاً کوچک که از نظر اهمیت در میان حبوبات، رتبه دوم دنیا و جایگاه نخست آسیا و مناطق شمال آفریقا را دارا می‌باشد (Ganjeali et al., 2011). بذر نخود حاوی ۳۰ درصد درصد پروتئین، ۴۰ درصد کربوهیدرات و تنها ۵ درصد روغن است که نقش مهمی در رژیم غذایی افراد کم درآمد جامعه دارد. از ویژگی‌های بارز دیگر این گیاه توانایی رشد در شرایط محیطی نامناسب (خاک‌های فقیر) و نیز همزیستی با باکتری-های تثبیت کننده نیتروژن که در حاصلخیزی خاک نقش دارند، می‌باشد (Ahmadpour et al., 2016).

تنش خشکی از متداول‌ترین تنش‌های محیطی است که تولیدات کشاورزی را از طریق اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیک با محدودیت روبه‌رو کرده و بازده عملکردی گیاه را کاهش می‌دهد (Armand et al., 2015). کاهش رطوبت برگ و بسته شدن روزنه‌ها اولین تأثیر تنش خشکی در گیاهان بوده که منجر به کاهش ورود CO₂ به داخل سلول‌های مزوفیل و کاهش فتوستتز خالص شده که در نهایت با کاهش تولید محصول در گیاه همراه است (Armand et al., 2015). از اثرات دیگر تنش خشکی بر گیاهان افزایش فلورسانس کلروفیل و کاهش کارایی فتوسیستم II است (Rahbarian et al., 2011). کارایی فتوسیستم II از مهمترین پارامترهای فلورسانس کلروفیل است که در گیاهان از طریق تعیین نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس بیشینه (F_v/F_m) اندازه‌گیری می‌شود (Hosseinzadeh et al., 2016). کاهش کارایی فتوسیستم II

نخود در ۳ مرحله گیاهچه‌ای، گلدهی و غلاف‌دهی انجام شد.

اندازه‌گیری تبادلات گازی: میزان تعرق، نرخ فتوسنتز خالص و CO_2 درون سلولی بوسیله دستگاه آنالیز اشعه مادون قرمز (KR8700 system; Korea Tech Inc. Suwon., Korea) انجام شد. برای اندازه‌گیری از برگ‌های سالم و توسعه یافته (برگ‌های دوم و سوم در هر گیاه) استفاده شد. به منظور رعایت شرایط محیطی یکنواخت برای تمامی تیمارها، اندازه‌گیری صفات فتوسنتزی در اتاقک رشد انجام شد.

اندازه‌گیری شاخص کلروفیل: با استفاده از دستگاه کلروفیل متر (CCM-200 plus, Opti-Sciences Inc, NH., USA) شاخص کلروفیل تعیین شد. تعیین شاخص کلروفیل برگ بر اساس میانگین ۵ تکرار در هر تیمار بود و برای رعایت شرایط یکنواخت از همان برگ‌های مورد استفاده در سنجش تبادلات گازی استفاده شد.

اندازه‌گیری کارایی فتوسیستم II: این شاخص بوسیله دستگاه کلروفیل فلوریمتر (Pocket PEA, Hansatech, Instruments Ltd., King's Lynn, Norfolk, England) تعیین شد. برای سنجش ابتدا برگ‌های دوم و سوم گیاه در هر گیاهچه انتخاب شد و به مدت ۲۰ دقیقه با تاریکی سازگار شد و سپس نسبت F_v/F_m در نور اشباع (3,500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) تعیین شد. این دستگاه نسبت F_v/F_m را به صورت اتوماتیک از طریق معادله ذکر شده ($F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$) محاسبه می‌کند که در آن F_m فلورسانس بیشینه، F_0 فلورسانس حداقل و F_v فلورسانس متغیر است (Hosseinzadeh et al., 2016).

تجزیه و تحلیل داده‌ها: تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم افزار MSTAT-C انجام شد و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن ($p \leq 0.05$) استفاده شد.

خالص، CO_2 درون سلول‌های مزوفیل، تعرق، محتوای کلروفیل کل و کارایی عملکرد (PSII) در ۳ مرحله گیاهچه-ای، گلدهی و غلاف‌دهی ارقام گیاه نخود انجام شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش با هدف بررسی واکنش‌های فتوسنتزی در ۳ مرحله از رشد گیاه نخود در شرایط تنش خشکی با ۳ رقم پرکاربرد در استان خوزستان (عادل، آزاد و کرج) و ۵ سطح تنش خشکی (۲۰، ۴۰، ۶۰، ۸۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) در آزمایشگاه تحقیقاتی فیزیولوژی گیاهی دانشگاه صنعتی خاتم الانبیا به‌په‌انجام شد. آزمایش به صورت فاکتوریل و در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۳ تکرار در شرایط گلخانه‌ای انجام شد. هر گلدان ۲/۵ کیلوگرمی به عنوان یک واحد آزمایشی در نظر گرفته شد. بذره‌های ارقام نخود مورد بررسی به مدت ۲۴ ساعت در آب خیسانده شده تا جوانه‌زنی ابتدایی صورت گیرد و سپس در گلدان کشت شدند که پس از سبز شدن به ۳ عدد گیاهچه در هر گلدان کاهش یافت. گلدان‌ها در اتاقک رشد در شرایط کنترل شده با درجه حرارت روز و شب به ترتیب ۲۵ و ۲۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. برای اعمال تنش خشکی پس از تعیین وزن خشک خاک (مقدار معینی از خاک گلدان در دستگاه آون با دمای ۴۸ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت قرار داده شد و وزن خشک خاک با استفاده از ترازوی دیجیتال تعیین شد) در یک واحد آزمایشی به آرامی و تا حد اشباع به آن آب اضافه گردید و پس از خارج شدن کامل آب ثقلی، گلدان توزین شد. در نهایت پس از کسر وزن گلدان و خاک خشک مقدار آب نگهداری شده در ظرفیت زراعی تعیین شد و تیمارهای مختلف بر این اساس محاسبه شدند (Abrishamchi et al., 2012; Ganjeali et al., 2011; Armand et al., 2015). آبیاری گلدان‌ها تا زمان سبز شدن بذره‌های نخود ادامه داشت و پس از آن، گلدان‌ها مطابق تیمارهای آزمایشی (سطوح تنش خشکی) آبیاری شدند. اندازه‌گیری صفات فتوسنتزی در مراحل فنولوژیک گیاه

نتایج و بحث

عملکرد فتوسیستم II (F_v/F_m)

تنش خشکی در مرحله گیاهچه‌ای در سطوح ۲۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی منجر به کاهش معنی‌دار نسبت F_v/F_m در هر ۳ رقم مورد بررسی در مقایسه با شرایط بدون تنش شد (جدول ۱). نسبت F_v/F_m در رقم کرج در مقایسه با ارقام عادل و آزاد کاهش کمتری در مقابله با شرایط تنش خشکی داشت، به طوری که در سطوح ۲۰، ۴۰، ۶۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی میزان F_v/F_m در این رقم افزایش معنی‌داری نسبت به ارقام عادل و آزاد داشت (جدول ۱). نتایج در مرحله گلدهی نشان داد که سطوح تنش خشکی (۲۰، ۴۰ و ۶۰ درصد ظرفیت زراعی) در هر ۳ رقم مورد بررسی منجر به کاهش معنی‌دار کارایی فتوسیستم II در مقایسه با سطوح ۸۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی شد. در بین ارقام مورد بررسی در شرایط تنش شدید (۲۰ درصد ظرفیت زراعی) ارقام عادل و آزاد در مقایسه با رقم کرج کاهش معنی‌داری داشتند اما در سایر سطوح تنش اختلاف معنی‌داری باهم نداشتند (جدول ۲). مقایسه میانگین داده‌ها در اثرات متقابل رقم و تنش در مرحله غلاف‌دهی نشان داد که ارقام نخود مورد بررسی در این مرحله از رشد در شرایط مختلف تنش خشکی تفاوت معنی‌داری با یکدیگر نداشتند اما با کاهش آب موجود در خاک در هر ۳ رقم مورد بررسی نسبت F_v/F_m در مقایسه با شرایط بدون تنش (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) کاهش معنی‌داری داشت (جدول ۳). آسیب وارده به دستگاه فتوستتزی را می‌توان از طریق سنجش کارایی فتوسیستم II (F_v/F_m) تعیین کرد (Armand et al., 2015). از فلورسانس کلروفیل در برنامه‌های اصلاحی که در بهبود تحمل به سرما در برنج، مقاومت به گرما در آفتابگردان (Wilson and Greaves, 1993) و تحمل به تنش خشکی در سیب زمینی، نخود و لوبیا استفاده شده است (Ranalli et al., 1997; Rahbarian et al., 2011; Armand et al., 2015). کاهش نسبت F_v/F_m در شرایط

تنش خشکی که نشان دهنده کاهش کارایی فتوسیستم II است، به دلیل کاهش انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I می‌باشد (Hosseinzadeh et al., 2014). مهمترین اثر تنش خشکی بر فتوسیستم II تخریب پروتئین D_1 گزارش شده است (Yordanov et al., 2003). کاهش نسبت F_v/F_m تحت شرایط تنش خشکی در گیاهان مختلف نظیر نخود، لوبیا، ذرت و گندم نیز گزارش شد (Lu et al., 2002; Ashraf et al., 2007; Sikder et al., 2015). بر روی ژنوتیپ‌های ذرت نشان داد که استفاده از نسبت F_v/F_m و ظرفیت فتوستتزی، معیار مناسبی جهت به‌گزینی ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط تنش خشکی است (Ashraf et al., 2007).

شاخص کلروفیل

مقایسه میانگین داده‌ها (جدول ۱) در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که بیشترین و کمترین شاخص کلروفیل کل به رقم کرج در شرایط بدون تنش و رقم آزاد در شرایط تنش شدید اختصاص داشت. رقم کرج در سطوح ۲۰، ۶۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی در مقایسه با رقم آزاد شاخص کلروفیل بیشتری داشت که این افزایش معنی‌دار بود اما به جز سطح بدون تنش در دیگر سطوح تفاوت معنی‌داری با رقم عادل نداشت (جدول ۱). در مرحله گلدهی نتایج نشان داد که تنش خشکی در تمامی سطوح منجر به کاهش معنی‌دار این صفت در مقایسه با سطح بدون تنش شد. جدول ۲ نشان می‌دهد که شاخص کلروفیل در ارقام کرج و عادل در سطوح ۸۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به رقم آزاد افزایش معنی‌داری دارد. در مرحله غلاف‌دهی نیز رقم کرج در بیشتر سطوح تنش خشکی (۲۰، ۶۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) نسبت به رقم آزاد برتری داشت (جدول ۳). تغییرات در محتوای کلروفیل برگ‌گی علاوه بر تنش‌های محیطی، تحت تأثیر نوع ژنوتیپ و مرحله فنولوژیکی گیاه نیز قرار دارد (Rahbarian et al., 2011). در مطالعه حاضر شاخص کلروفیل برگ در مرحله غلاف‌دهی بیشتر از دو

جدول ۱- مقایسه میانگین پارامترهای فتوسنتزی ارقام گیاه نخود تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی در مرحله گیاهچه‌ای

رقم عادل	تیمارها/ ارقام گیاه نخود	عملکرد فتوسیستم II (F _v /F _m)	شاخص کلروفیل کل	تعرق [mmol (H ₂ O) m ⁻² s ⁻¹]	CO ₂ درون سلولی [ppm]	فتوسنتز خالص [μmol (CO ₂) m ⁻² s ⁻¹]
رقم آزاد						
100 درصد ظرفیت زراعی	10.08 b	455.8 c	113.4 bc	2.03 b	0.866 bc	80 درصد ظرفیت زراعی
80 درصد ظرفیت زراعی	8.58 bc	345.1 d	83.71 cdef	1.60 cd	0.865 bc	60 درصد ظرفیت زراعی
60 درصد ظرفیت زراعی	5.25 de	334.8 d	104.3 bcd	1.33 efg	0.817 e	40 درصد ظرفیت زراعی
40 درصد ظرفیت زراعی	3.32 e	237.3 e	88.67 defg	1 hij	0.750 j	20 درصد ظرفیت زراعی
20 درصد ظرفیت زراعی	2.96 e	238.6 e	69.98 fgh	0.86 j	0.719 k	
رقم آزاد						
100 درصد ظرفیت زراعی	10.75 b	493 bc	102.2 bcde	1.76 c	0.802 ef	80 درصد ظرفیت زراعی
80 درصد ظرفیت زراعی	8.80 bc	438 c	87.72 defg	1.53 cde	0.798 fg	60 درصد ظرفیت زراعی
60 درصد ظرفیت زراعی	5.63 de	435.6 c	75.13 fgh	1.13 ghi	0.784 gh	40 درصد ظرفیت زراعی
40 درصد ظرفیت زراعی	5.04 de	370 d	66.24 gh	1 hij	0.710 k	20 درصد ظرفیت زراعی
20 درصد ظرفیت زراعی	3.11 e	260 e	61.73 h	0.60 k	0.702 k	
رقم کرج						
100 درصد ظرفیت زراعی	14.31 a	523.7 ab	143.3 a	2.63 a	0.890 a	80 درصد ظرفیت زراعی
80 درصد ظرفیت زراعی	11.40 ab	441.9 c	123.2 ab	1.43 def	0.851 cd	60 درصد ظرفیت زراعی
60 درصد ظرفیت زراعی	6.28 cde	463.2 bc	83.52 defgh	1.43 def	0.835 d	40 درصد ظرفیت زراعی
40 درصد ظرفیت زراعی	4.68 de	354 d	79.30 efgh	1.23 fgh	0.779 hi	20 درصد ظرفیت زراعی
20 درصد ظرفیت زراعی	3.83 de	259.1 e	82.45 defgh	0.96 ij	0.765 ij	

میانگین‌هایی که در یک ستون با حداقل یک حرف مشترک مشخص شده‌اند، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری براساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال درصد ۵ ندارند.

محتوای کلروفیل در این مرحله، می‌توان آن را به عنوان رقم متحمل به تنش خشکی معرفی کرد (Bibi et al., 2009; Ganjeali et al., 2011). کاهش محتوای کلروفیل در شرایط تنش خشکی در زیتون، لوبیا و گندم نیز گزارش شده است (Guerfel et al., 2008; Bayoumi et al., 2009; Armand et al., 2015).

تعرق

مقایسه میانگین داده‌ها (جدول ۱) بر میزان تعرق در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که تنش خشکی در تمامی سطوح به صورت معنی‌داری در مقایسه با شرایط بدون تنش میزان تعرق را در ارقام مورد بررسی کاهش داد. در مقایسه بین

مرحله دیگر رشد بود، که این افزایش با تخصیص بیشتر ماده و انرژی، جهت فتوسنتز و افزایش غلاف و محصول مطابقت دارد (Gunes et al., 2006). کاهش شدید شاخص کلروفیل در سطوح بالای تنش خشکی، می‌تواند به دلیل کاهش انتقال مواد معدنی و آب مورد نیاز برگ‌ها در اثر کاهش مکش ناشی از تعرق در آوند چوب باشد. در نهایت با کاهش رشد برگ محتوای کلروفیل کل کاهش معنی‌داری دارد (Hosseinzadeh et al., 2016). با توجه به اینکه گیاه نخود در مرحله گیاهچه‌ای (رشد سریع) حساسیت بالایی نسبت به تنش خشکی دارد، در صورت کاهش کمتر

جدول ۲- مقایسه میانگین پارامترهای فتوسنتزی ارقام گیاه نخود تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی در مرحله گلدهی

رقم عادل	تیمارها/ ارقام گیاه نخود	عملکرد فتوسیستم II (F _v /F _m)	شاخص کلروفیل کل	تعرق [mmol (H ₂ O) m ⁻² s ⁻¹]	CO ₂ درون سلولی [ppm]	فتوسنتز خالص [μmol (CO ₂) m ⁻² s ⁻¹]
رقم آزاد						
100 درصد ظرفیت زراعی	0.893 a	3.20 b	110.8 ab	565.3 ab	14.37 b	
80 درصد ظرفیت زراعی	0.881 ab	2.46 c	92.48 bc	476.5 c	10.33 cd	
60 درصد ظرفیت زراعی	0.790 cd	1.76 d	72.95 cde	444.2 cde	8.36 de	
40 درصد ظرفیت زراعی	0.757 efg	1.60 de	50.26 fg	385 ef	6.01 fg	
20 درصد ظرفیت زراعی	0.716 h	1.33 ef	48.52 fg	328 g	4.41 g	
رقم آزاد						
100 درصد ظرفیت زراعی	0.891 a	2.63 c	85.47 c	568.4 ab	9.74 cd	
80 درصد ظرفیت زراعی	0.862 b	1.96 d	88.90 c	476.4 c	8.87 cde	
60 درصد ظرفیت زراعی	0.793 cd	1.33 ef	76.65 cd	426.1 cde	7.13 ef	
40 درصد ظرفیت زراعی	0.776 de	1.33 ef	57.83 def	391.1 def	5.72 fg	
20 درصد ظرفیت زراعی	0.734 gh	1.10 f	33.92 g	325 g	4.88 fg	
رقم کرج						
100 درصد ظرفیت زراعی	0.897 a	3.70 a	112.2 a	611.6 a	17.20 a	
80 درصد ظرفیت زراعی	0.888 ab	2.40 c	73.80 cde	543.6 b	11.19 c	
60 درصد ظرفیت زراعی	0.769 def	1.70 de	64.02 def	473.7 c	9.52 cde	
40 درصد ظرفیت زراعی	0.762 ef	1.66 de	55.32 ef	450.1 cd	8.57 de	
20 درصد ظرفیت زراعی	0.748 fg	1.63 de	58.06 def	403.1 def	5.65 fg	

میانگین‌هایی که در یک ستون با حداقل یک حرف مشترک مشخص شده‌اند، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری براساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال درصد ۵ ندارند.

که در مقایسه با رقم کرج این کاهش معنی‌دار بود (جدول ۲). مقایسه میانگین‌ها در مرحله غلاف‌دهی مشابه با مرحله گلدهی بود، با این تفاوت که در مقایسه بین ارقام نخود مورد بررسی در هر یک از سطوح تنش خشکی اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۳).

گیاهان در مقابله با تنش خشکی به منظور حفظ آب برگ و جلوگیری از هدر رفتن آن، با بستن روزنه‌ها تعرق را کاهش می‌دهند اما از سوی دیگر به انتقال غیرفعال در آوند چوب آسیب وارد می‌کند (Hosseinzadeh et al., 2014). در مطالعات مختلف گزارش شده است که ژنوتیپ‌هایی که از

ارقام نخود مشاهده شد که در شرایط تنش ۸۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی میزان تعرق در رقم کرج به صورت معنی‌داری در مقایسه با دیگر ارقام بیشتر بود اما در سایر سطوح تفاوت معنی‌داری بین ارقام مورد بررسی وجود نداشت (جدول ۱). در مرحله گلدهی کاهش معنی‌دار تعرق در سطوح بالای تنش خشکی در کلیه ارقام نخود مشاهده شد، به طوری که بیشترین میزان تعرق متعلق به رقم کرج در شرایط بدون تنش بود که نسبت به رقم آزاد این افزایش معنی‌دار بود اما کمترین میزان این صفت نیز به رقم آزاد در شرایط تنش شدید (۲۰ درصد ظرفیت زراعی) تعلق داشت

مکانیسم‌های کارآمدتری برای جلوگیری از کاهش شدید تعرق برخوردار باشند، قادر به تحمل بهتر شرایط تنش خشکی خواهند بود. بدین صورت که با حفظ انتقال غیرفعال در آوند چوب در جهت صعود آب و عناصر مغذی، امکان رشد و انجام فرایندهای سلولی را بهتر فراهم می‌نمایند (Jaleel et al., 2008; Farooq et al., 2009; Rahbarian et al., 2011). در مقابل ارقام حساس به تنش خشکی، توانایی جلوگیری از کاهش شدید تعرق را نداشته و در نهایت با اختلال در انتقال فعال و غیر فعال به ترتیب در آوندهای آبکش و چوب در معرض اثرات منفی کاهش فشار تورگر و پژمردگی قرار می‌گیرند (Rahbarian et al., 2011).

CO₂ درون سلولی

نتایج نشان داد که در مرحله گیاهچه‌ای، تنش خشکی در سطوح ۲۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی منجر به کاهش معنی‌دار CO₂ درون سلول‌های برگ‌ها در مقایسه با شرایط بدون تنش شد. رقم کرج در تمامی تیمارهای تنش خشکی به جز سطح ۲۰ درصد ظرفیت زراعی در مقایسه با رقم آزاد افزایش معنی‌داری در میزان CO₂ درون سلولی داشت اما نسبت به رقم عادل این افزایش معنی‌دار نبود (جدول ۱). مقایسه میانگین داده‌ها در مرحله گلدهی و غلاف‌دهی ارقام نخود نشان داد که سطوح ۲۰، ۴۰ و ۶۰ درصد ظرفیت زراعی منجر به کاهش معنی‌دار این صفت نسبت به شرایط بدون تنش شد (جدول ۲ و ۳). در مقایسه بین ارقام نخود در مرحله گلدهی و غلاف‌دهی مشاهده شد که رقم کرج در تمامی سطوح خشکی بیشترین میزان CO₂ درون برگ‌ها را داشت که در سطوح ۲۰ و ۸۰ درصد ظرفیت زراعی این افزایش نسبت به ارقام عادل و آزاد معنی‌دار بود. در بررسی بین دو رقم عادل و آزاد در تمامی سطوح خشکی اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۲ و ۳).

مطالعات مرتبط با گزینش ارقام حساس و متحمل به تنش خشکی در گیاهان نشان داده است که کاهش غلظت CO₂

درون سلولی به دلیل بسته شدن روزنه‌های برگ‌ها و ممانعت ورود CO₂ به سلول‌های مزوفیل برگ است (Zlatev and Yordanov, 2004; Ganjeali et al., 2011). روزنه‌ها در پاسخ به سیگنال‌های شیمیایی مثل هورمون آبسبزیک اسید (ABA) تولید شده توسط ریشه‌های دهنده‌ها به‌طور حساس بوده و بسته می‌شود. بنابراین بسته شدن روزنه‌ها در طی تنش خشکی گرچه به منظور کاهش هدر رفت آب صورت می‌گیرد اما به علت ممانعت از ورود CO₂ می‌تواند فتوسنتز را به کمتر از نقطه جبرانی کاهش دهد (Yordanov et al., 2003; Karimi et al., 2015). مطالعات متعدد بر روی حبوبات از قبیل نخود و لوبیا نشان داده است که تحت تأثیر تنش خشکی غلظت CO₂ درون برگ‌ها بواسطه بسته شدن روزنه‌ها کاهش می‌یابد (Amiri et al., 2011; Armand et al., 2015). یکی از ویژگی‌های مهم در ارقام مقاوم به تنش خشکی کنترل عملکرد روزنه‌ای جهت تغلیظ CO₂ در کلروپلاست سلول‌های مزوفیل به منظور فرآیند فتوسنتز است (Rahbarian et al., 2011). در این مطالعه مشاهده شد که رقم کرج در تمامی سطوح تنش خشکی در مقایسه با ارقام دیگر از لحاظ CO₂ درون سلول‌های برگ‌ها برتری محسوسی داشت (جدول ۱، ۲ و ۳).

فتوسنتز خالص

نتایج نشان داد که با افزایش سطوح تنش خشکی در مرحله گیاهچه‌ای و گلدهی میزان فتوسنتز خالص کاهش معنی‌داری داشت (جدول ۱ و ۲). مقایسه میانگین داده‌ها (جدول ۱) در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که بیشترین میزان فتوسنتز خالص در رقم کرج تحت شرایط بدون تنش و کمترین میزان این صفت نیز در رقم آزاد تحت شرایط تنش شدید (۲۰ درصد ظرفیت زراعی) بود. در بررسی ارقام نخود اختلاف معنی‌داری در این مرحله وجود نداشت اما در شرایط بدون تنش میزان فتوسنتز در رقم کرج نسبت به دیگر ارقام افزایش معنی‌داری داشت (جدول ۱). نتایج جدول ۲ نشان می‌دهد که در مرحله گلدهی، رقم کرج در تمامی

جدول ۳- مقایسه میانگین پارامترهای فتوسنتزی ارقام گیاه نخود تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی در مرحله غلاف‌دهی

رقم عادل	تیمارها/ ارقام گیاه نخود	عملکرد فتوسیستم II (F _v /F _m)	شاخص کلروفیل کل	تعرق [mmol (H ₂ O) m ⁻² s ⁻¹]	CO ₂ درون سلولی [ppm]	فتوستتز خالص [μmol (CO ₂) m ⁻² s ⁻¹]
رقم آزاد	100 درصد ظرفیت زراعی	0.877 a	3.56 bc	125.1 a	644.8 a	21.77 abc
	80 درصد ظرفیت زراعی	0.818 b	3.10 cd	105.3 bc	530.1 cd	12.90 bc
	60 درصد ظرفیت زراعی	0.765 bcd	1.96 fg	99.07 bcd	536.8 cd	11.28 c
	40 درصد ظرفیت زراعی	0.749 cde	1.76 fg	91.36 cde	480.3 cde	7.93 c
	20 درصد ظرفیت زراعی	0.704 e	1.83 fg	77.12 e	440.7 e	5.59 c
رقم آزاد	100 درصد ظرفیت زراعی	0.875 a	3.90 b	113.7 ab	622.7 ab	12.44 bc
	80 درصد ظرفیت زراعی	0.778 bcd	2.76 de	102.2 bcd	539.2 cd	9.82 c
	60 درصد ظرفیت زراعی	0.761 bcde	1.93 fg	92.13 cde	554.9 bcd	8.36 c
	40 درصد ظرفیت زراعی	0.742 cde	1.80 fg	88.08 cde	495.8 cde	6.15 c
	20 درصد ظرفیت زراعی	0.720 de	1.33 g	54.78 f	436.5 e	5.54 c
رقم کرج	100 درصد ظرفیت زراعی	0.889 a	4.70 a	129 a	676.7 a	22.47 abc
	80 درصد ظرفیت زراعی	0.821 b	3.33 bcd	104 bc	619.1 ab	13.27 bc
	60 درصد ظرفیت زراعی	0.796 bc	2.76 de	97.53 bcd	569.5 bc	11.06 c
	40 درصد ظرفیت زراعی	0.768 bcd	2.36 ef	84.62 de	568.4 bc	6.18 c
	20 درصد ظرفیت زراعی	0.755 cde	2.06 f	74.42 e	541.3 cd	6.12 c

میانگین‌هایی که در یک ستون با حداقل یک حرف مشترک مشخص شده‌اند، با یکدیگر اختلاف معنی‌داری براساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال درصد ۵ ندارند.

(تنفس نوری) به جای کربوکسیلاسیون (فتوستتز) انجام خواهد شد (Pagter et al., 2005) ۲- عوامل محدود کننده غیر روزنه‌ای که شامل کاهش رنگدانه‌های فتوستتزی در اثر تولید گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن در زنجیره انتقال الکترون فتوستتزی (Hosseinzadeh et al., 2014)، کاهش مقدار و فعالیت آنزیم رویسکو، مهار سنتز ریپولوز بیس فسفات و کاهش انتقال الکترون فتوستتزی به فتوسیستم II می‌باشد (Pagter et al., 2005). افزایش فتوستتز خالص در رقم کرج نسبت به دو رقم دیگر (عادل و آزاد)، نشان دهنده وجود مکانیسم‌های سازگاری با تنش در جهت جلوگیری از کاهش

سطوح تنش خشکی در مقایسه با سایر ارقام مورد بررسی میزان فتوستتز بیشتری داشت که این افزایش در تیمارهای بدون تنش خشکی و تنش ۴۰ درصد ظرفیت زراعی معنی‌دار بود. در مرحله غلاف‌دهی تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای مورد بررسی مشاهده نشد (جدول ۳).

از مهمترین عوامل محدود کننده فتوستتز در شرایط تنش خشکی عبارتند از: ۱- عوامل محدود کننده روزنه‌ای، که با بسته شدن روزنه‌ها همراه بوده و ورود CO₂ به عنوان گهرمایه آنزیم رویسکو را محدود می‌کند، در نتیجه با کاهش CO₂ در اطراف آنزیم رویسکو فرآیند اکسیژناسیون

فتوستتر و تحمل بیشتر این رقم در برابر تنش خشکی است (Ganjeali et al., 2011). برخی مطالعات گزارش کردند که ممانعت از فتوستتر در شرایط تنش خشکی با افزایش غلظت CO₂ محیط بهبود می‌یابد که این امر تعیین کننده نقش کلیدی روزنه‌ها در کاهش فتوستتر است (Armand et al., 2015).

References

- Abrishamchi, P., Ganjeali, A. and Sakeni, H. (2012). Evaluation of morphological traits, proline content and antioxidant enzymes activity in chickpea genotypes (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. Iranian Journal of Pulses Research 3(2): 17-30. [In Persian]
- Ahmadpour, R., Armand, N. and Hosseinzadeh, S.R. (2016). Effect of vermicompost extract on germination characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under salinity stress. Iranian Journal of Seed Research 2(2): 123-135. [In Persian]
- Amiri, A., Parsa, M., Nezami, A. and Ganjeali, A. (2011). The effects of drought stress at different phenological stages on growth indices of chickpea (*Cicer arietinum* L.) in greenhouse conditions. Iranian Journal of Pulses Research 1: 69-84. [In Persian]
- Armand, N., Amiri, H. and Ismaili, A. (2015) Interaction of methanol spray and water-deficit stress on photosynthesis and biochemical characteristics of *Phaseolus vulgaris* L. cv. Sadry. Photochemistry and Photobiology doi: 10.1111/php.12548.
- Ashraf, M., Nawazish, S.H. and Athar, H. (2007). Are chlorophyll fluorescence and photosynthetic capacity potential physiological determinants of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). Pakistan Journal of Botany 39: 1123-1131.
- Bayoumi, T.Y., Eid, M. and Metwali, E.M. (2008). Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes. African Journal of Biotechnology 7: 2341-2352.
- Beyk Khurmizi, A., Ganjeali, A., Abrishamchi, P. and Parsa, M. (2013). Interactions of vermicompost and salinity on some morphological, physiological and biochemical traits of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings. Iranian Journal of Pulses Research 4(1): 81-98. [In Persian]
- Bibi, N., Hameed, A., Ali, H., Iqbal, N., Haq, M., Atta, B.M., Shah, T. and Alam, S.S. (2009). Water stress induced variations in protein profiles of germinating cotyledons from seedlings of chickpeas genotypes. Pakistan Journal of Botany 41:731-736.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. and Basra, S.M.A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development 29: 185-212.
- Flexas, J. and Medrano, H. (2008). Drought-inhibition of photosynthesis in C3-plants: Stomatal and non-stomatal limitation revisited. Annual of Botany 183: 183-189.
- Ganjeali, A., Parsa, H. and Bagheri, A. (2011). Assessment of Iranian chickpea (*Cicer arietinum* L.) germplasms for drought tolerance. Agriculture Water Management 98: 1477-1484.
- Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Cha, W. and Zarrouk, M. (2008). Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. Scientia Horticulturae 1: 1-7.
- Gunes, A., Cicek, N., Inal, A., Alpaslan, M., Eraslan, F., Guneri E. and Guzelordu, T. (2006). Genotypic response of chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars to drought stress implemented at pre-and post anthesis stages and its relations with nutrient uptake and efficiency. Plant Soil Environment 52: 868-876.
- Hosseinzadeh, S.R., Cheniany, M. and Salimi, A. (2014). Effects of foliar application of methanol on physiological characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. Iranian Journal of Pulses Research 5: 71-82. [In Persian]
- Hosseinzadeh, S.R., Amiri, H. and Ismaili, A. (2016). Effect of vermicompost fertilizer on photosynthetic characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. Photosynthetica 54 (1): 87-92.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H.J., Somasundaram, R. and Panneerselvam, R. (2009). Drought stress plants: a review on morphological characteristics and pigments composition, International Journal of agriculture and biology 11:100-105.
- Karimi, S., Yadollahi, A. and Arzani, K. (2015). Gas-exchange response of almond genotypes to water stress. Photosynthetica 53: 29-34.
- Lu, Q., Lu, C. and Zhang, J. (2002). Photosynthesis and chlorophyll a fluorescence during flag leaf senescence of field-grown wheat plants. Journal of Plant Physiology 159: 1173-1178.

- Pagter, M., Bragato, C. and Brix, H. (2005). Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany* 81: 285-299.
- Parsa, M. and Bagheri, A. (2008). Legumes. Publications Jahad University of Mashhad.
- Rahbarian, R., Khavari-nejad, R., Ganjeali, A., Bagheri, A.R. and Najafi, F. (2011). Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water. *Acta Biologica Cracoviensia-Series Botanica* 53: 47-56.
- Ranalli, P., Di-Candilo, M. and Bagatta, M. (1997). Drought Tolerance Screening for Potato Improvement. *Plant Breeding* 116: 290-292.
- Sikder, S., Foulkes, J. and West, H. (2015). Evaluation of photosynthetic potential of wheat genotypes under drought condition. *Photosynthetica* 53: 47-54.
- Wilson, J.M. and Greaves, J.A. (1993). Development of and water stress in crop plants. In: *Adaptation of food crops to temperature and water stress*, AVRDC, Shanhua, Taiwan, pp: 389-398.
- Yordanov, I., Velikova, V. and Tsonev, T. (2003). Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulgarestan Journal of Plant Physiology* 2: 187-206.
- Zlatev, Z.S. and Yordanov, I.T. (2004). Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulgarestan Journal of Plant Physiology* 30: 3-18.

Evaluation of photosynthetic parameters of chickpea cultivars in different phenological stages under water deficit stress

Mohammad alizadeh¹, Majid rostami brojeni², Nezam armand*³, Saeed reza Hosseinzadeh^{3*}

- 1- M.Sc. student, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Malayer University, Aalayer, Iran
- 2- Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Malayer University, Aalayer, Iran
- 3- Department of Biology, Faculty of Sciences, Behbahan Khatam Alanbia University of Technology, Behbahan, Iran

Abstract

The effects of water stress on some compatible solutes including proline, soluble sugars and glycine betaine, the Water shortage is the main limiting factor of growth, photosynthesis and productivity of plants in dry regions and seasons. The results indicated that severe drought stress, leading to a sharp reduction in plants photosynthesis capacity. This study was done on chickpea cultivars to determine the effect of drought stress on the photosynthetic features (transpiration rate, net-photosynthetic rate, intercellular CO₂ concentration, total chlorophyll index, and yield of PSII) at seedling, flowering, and podding stages. Experiment was conducted as a factorial based on completely randomized design (CRD) with three replications under control condition. Treatments consisted of three chickpea cultivars (Adel, Azad and Karaj) and drought stress in five levels (i.e. 20, 40, 60, 80 and 100 % of field capacity). Based on results drought stress during seedling, flowering, and podding stages decreased all photosynthetic indices. Considering the higher values of studied traits Karaj cultivar introduced as a tolerant cultivar comparing to other cultivars.

Key words: Chlorophyll fluorescence, environmental stress, photosynthetic pigments, pulses, transpiration

* Corresponding Author: Nezam armand, E-mail: armandnezam@yahoo.com