

اثر تیمارهای مختلف رطوبتی بر محتوای متابولیت‌های مختلف و برخی صفات فیزیولوژیک پنب

رقم نخود در منطقه کرمانشاه

سید محمد ناصح حسینی^۱، محسن سعیدی^{۲*} و سیروس منصوری^۳

(۱) دانش‌آموخته کارشناسی ارشد گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

(۲) دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

(۳) دانشیار گروه کشاورزی، واحد کرج، دانشگاه پیام نور، کرج، ایران.

* نویسنده مسئول: mmsaeidi@razi.ac.ir

این مقاله برگرفته از پایان‌نامه کارشناسی ارشد می‌باشد.

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۰۶/۰۴

تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۰۳/۱۲

چکیده

به منظور بررسی تغییرات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ناشی از تنش کم‌آبی در گیاه نخود، آزمایشی به صورت اسپلیت پلات و در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه اجرا گردید. فاکتور اصلی رژیم رطوبتی، شامل: ۱- آبیاری مطلوب، ۲- تنش کم‌آبی در مرحله‌ی غلاف‌دهی و ۳- گل‌دهی و فاکتور فرعی، شامل پنج رقم نخود (آرمان، آزاد، بیونج، هاشم و ILC482) بود. نتایج حاصله حاکی از اثر بالای وجود رطوبت قابل استفاده برای گیاه نخود، بر عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک بود و در بین ارقام مورد استفاده تحت تنش رطوبتی شدید، رقم ILC482 با عملکرد دانه به میزان ۷۱۵ (کیلوگرم در هکتار) و در شرایط عدم وجود تنش، رقم آرمان با عملکرد دانه به مقدار ۱۳۵۵ (کیلوگرم در هکتار) بهترین عملکرد را از خود نشان دادند. براساس نتایج، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و محتوای نسبی آب برگ رابطه مثبت و معنی‌داری با مقدار آب قابل استفاده داشتند و محدودیت رطوبت سبب کاهش معنی‌دار این صفات گردید و در ارقام مقاوم که شامل آزاد، ILC482 و بیونج بود مقادیر بالاتری از صفات مذکور طی تنش خشکی مشاهده گردید. محتوای قندهای محلول و پرولین در برگ‌های نخود با کاهش رطوبت موجود افزایش یافت، به نحوی که میزان قندهای محلول در ارقام ILC482 و آزاد و مقدار پرولین در ارقام ILC482 و بیونج به مقدار بالاتری مشاهده گردید، اما برعکس، غلظت پروتئین‌های محلول با افزایش رطوبت، روند افزایشی را دارا بود و بالاترین مقدار برای ارقام هاشم و آرمان به دست آمد.

واژه‌های کلیدی: پروتئین‌های محلول، پرولین، تنش خشکی، عملکرد و قندهای محلول.

مقدمه

در مناطق خشک و نیمه‌خشک، نخود زراعی (*Cicer arietinum* L.) مهم‌ترین گیاه زراعی از خانواده لگوم‌ها می‌باشد. وقوع تنش خشکی از مرحله گل‌دهی به بعد مهم‌ترین دلیل در کاهش عملکرد این گیاه زراعی است (Awari et al., 2017). سطح زیر کشت جهانی این گیاه در حدود ۱۲/۷ میلیون هکتار با عملکرد ۹۵۶ کیلوگرم در هکتار و سطح زیر کشت این گیاه در ایران در حدود ۴۳۶ هزار هکتار با میانگین ۴۰۹ کیلوگرم در هکتار می‌باشد (FAO, 2016). به‌طور کلی، خشکی و ارتباط آن با کاهش عملکرد و اجزای عملکرد گیاهان زراعی را می‌توان به بسته شدن روزنه‌ها در پاسخ به محتوای پایین آب خاک نسبت داد که طی آن ورود دی‌اکسیدکربن به درون برگ کاهش یافته و در نتیجه کاهش فتوسنتز را نیز در پی دارد (Flexas et al., 2004). کمبود آب منجر به کاهش شدید در اجزای تشکیل دهنده عملکرد گیاهان زراعی می‌گردد که احتمالاً این فرایند به وسیله‌ی مختل کردن ماهیت تبادلات گازی برگ که تنها محدود به اندازه‌ی منبع و مخزن بافت‌های مربوطه نبوده بلکه بارگیری آوند آبکش، انتقال شیره‌ی پرورده (آسیمیلات‌ها) و توزیع مواد خشک نیز دچار اختلال می‌گردد (Farooq et al., 2009). تنش خشکی در مرحله گل‌دهی معمولاً عدم باروری را در پی دارد که یکی از دلایل عمده‌ی این امر کاهش جریان انتقال آسیمیلات‌ها به قسمت‌های تشکیل دهنده عملکرد اقتصادی گیاه، به دلیل پایین بودن سطح فشار آستانه لازم برای نگهداری رشد مطلوب دانه‌ها است (Yadav et al., 2004). در گیاه نخود فراهمی رطوبت در مرحله گل‌دهی بسیار حائز اهمیت بوده و وقوع تنش خشکی در این مرحله باعث کاهش طول دوره‌ی گل‌دهی، تعداد گل و عملکرد در بوته می‌گردد، زیرا در این زمان نخود دارای رشد رویشی فعال بوده و تنش خشکی در این مرحله باعث افت شدید رشد و عدم جبران آن در مراحل بعد می‌شود (Ganjeali and Nezami, 2008). در بین مراحل فنولوژی گیاه نخود، مراحل گل‌دهی و دانه‌بستن حساس‌ترین مراحل به کمبود آب هستند و در شرایط محدودیت آب، با انجام آبیاری در این مراحل می‌توان عملکرد نخود را افزایش داد (میرزاوند و همکاران، ۱۳۹۰). محمدی و همکاران (۱۳۹۵) گزارش نمودند که انجام آبیاری تکمیلی در مرحله حساس گل‌دهی به طرز معنی‌داری سبب بهبود عملکرد و اجزای عملکرد نخود می‌گردد. پاسخ‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک برگ‌ها در مقابله با تنش خشکی به منظور کاهش اتلاف آب و افزایش بهره‌وری از آن ضروری بوده و برخی خصوصیات برگ‌ی از قبیل وجود کرک‌های اپیدرمی، واکس کوتیکولی، پتانسیل آب برگ و محتوای نسبی آب برگ بالا در مقاومت به خشکی اثر قابل ملاحظه‌ای دارند (Hu and Xiong, 2014). محتوای نسبی آب برگ بالا برای تحمل کمبود رطوبت در گیاهان زراعی بسیار مفید بوده و این خصوصیت به‌طور مستقیم نشانگر محتوای آب گیاه تحت تنش خشکی است (Lugojan and Ciulca, 2011). در زمان بروز تنش خشکی در صورتی که انرژی نورانی جذب شده توسط رنگ‌دانه‌ها به صورت انرژی گرمایی یا فلورسانس منعکس

گردد یا به عبارتی فلورسانس افزایش یابد انرژی کمتری برای فرایندهای بیوشیمیایی و فتوسنتز به مراکز واکنش در فتوسیستم‌ها منتقل می‌شود و به تبع آن تولید محصولات زنجیره‌ای انتقال الکترون یعنی NADPH و ATP در واکنش نوری فتوسنتز کاهش می‌یابد که کاهش عملکرد کوانتومی فتوسیستم II را در پی دارد (Eshghizadeh and Ehsanzadeh, 2009). کاهش نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس ماکزیمم (F_v/F_m) می‌تواند نتیجه فرایندهای کاهشی در جذب آب و دی‌اکسیدکربن و بروز خسارت نوری به مراکز واکنش فتوسیستم II باشد که سبب کاهش حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II می‌شود (Backer and Rosenqvist, 2004). در مطالعه بر روی ارقام مختلف لوبیای قرمز (راستی‌ثانی و همکاران، ۱۳۹۳) و نخود (حسین‌زاده و همکاران، ۱۳۹۳) گزارش شده که تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار محتوای نسبی آب برگ و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در برگ‌های این گیاهان شده و ارقام مقاوم مقادیر بالاتری از صفات مذکور را داشتند که به بهبود عملکرد منتج گردید. هنگامی که سلول‌ها آب خود را از دست می‌دهند، حیات به حالت تعلیق در آمده و یا کلاً از بین می‌رود (عبسوند و عشوری، ۱۳۸۹). کمبود آب سلول منجر به غلیظ شدن مواد محلول، کاهش فشار آماس (تورگر)، تغییر در حجم سلول، به هم خوردن روابط پتانسیل آب، تغییر در یک‌پارچگی غشاء، تغییر ماهیت پروتئین‌ها و برخی اجزای فیزیولوژیکی و مولکولی می‌گردد (فتوحی‌قزوینی و همکاران، ۱۳۹۰). تحت شرایط تنش خشکی پتانسیل آب سلول کاهش یافته و به موازات آن محتوای آب‌سزیک اسید افزایش یافته و این امر همراه با اقداماتی دیگر از جمله تجمع مواد محلول است که روی هم رفته متابولیسم سلول را تنظیم می‌کنند. افزایش تولید مواد محلول و موادی از قبیل پرولین می‌تواند یکی از مهم‌ترین پاسخ‌های مولکولی در برابر کمبود آب باشد (Mataysik et al., 2002). انباشت مواد محلول در سلول‌ها تحت تنش خشکی به منظور حفظ حجم و آماس سلولی به‌منظور مقابله با از دست دادن آب درون سلولی تنظیم اسمزی نامیده می‌شود (Heidaiy and Moaveni, 2009). یکی از تغییرات فیزیولوژیک که به هنگام توسعه خشکی ممکن است روی بدهد، تنظیم اسمزی است. هر نوع افزایش در پتانسیل اسمزی سلول‌ها ناشی از تنش، به حفظ حالت تورژسانس کمک می‌کند. در حقیقت، تغییرات اندک در وضعیت تورژسانس گیاه محتمل‌ترین وسیله است که تنش از طریق آن متابولیسم را متأثر می‌سازد و لازم است در نظر گرفته شود. گیاهان با تغییراتی که در برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی خود ایجاد می‌کنند به تنش‌های مختلف پاسخ می‌دهند. تجمع مواد محلول یا اسمولیت‌ها در پاسخ به تنش خشکی به منظور انجام تنظیم اسمزی راهی برای حفظ آماس سلولی و افزایش مقاومت به تنش خشکی است (Ashraf and Foolad, 2007). اصولاً یکی از رایج‌ترین استراتژی‌های مقاومت در برابر تنش خشکی در گیاهان تولید مقادیر بالایی از انواع مختلف مواد محلول سازگار است (Serraj and Sinclair, 2002). بنا به گزارش سی‌وسه‌مرده و همکاران (۱۳۹۳) وقوع تنش خشکی در مرحله رشد زایشی گیاه نخود سبب افزایش معنی‌دار غلظت قندهای محلول و

پرولین در برگ‌ها شد و علی‌رغم همزمانی افزایش غلظت این مواد محلول تجمع قندهای محلول رابطه‌ی بیش‌تری با مقاومت به خشکی داشت و نقش تنظیم‌کنندگی آن در این شرایط تقریباً دو برابر پرولین بود. آن‌ها همچنین اظهار داشتند که وقوع تنش خشکی در این مرحله از رشد گیاه نخود، سبب کاهش معنی‌دار غلظت پروتئین‌های محلول کل در برگ‌ها گردید. با توجه به اینکه بخشی از کشت نخود در استان کرمانشاه به صورت دیم و بهاره بوده و این منطقه جز مناطق نیمه خشک است مواجه شدن نخود با تنش خشکی از ابتدای گل‌دهی به بعد امری اجتناب ناپذیر می‌باشد و مطالعه حاضر در جهت بررسی نحوه اثرگذاری تنش خشکی از شروع مرحله‌ی گل‌دهی و شروع غلاف‌دهی بر روی برخی صفات فیزیولوژیک، محتوای متابولیت‌ها و عملکرد دانه و نحوه‌ی اثربخشی این صفات و متابولیت‌ها بر روی بهبود عملکرد ارقام مختلف نخود و مقایسه این ارقام با یکدیگر در شرایط مذکور انجام شده است.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به صورت اسپلیت پلات در قالب طرح پایه‌ی بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه با طول جغرافیایی ۴۷ درجه و ۹ دقیقه، عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۲۱ دقیقه و با ارتفاع ۱۳۱۹ متر از سطح دریا اجرا گردید. تیمار آبیاری، به عنوان فاکتور اصلی با سه سطح، شامل (۱) قطع آبیاری از شروع مرحله گل‌دهی تا رسیدگی، (۲) قطع آبیاری از شروع مرحله غلاف‌دهی تا رسیدگی و (۳) شرایط بدون تنش بود. در تیمار بدون تنش یا آبیاری مطلوب در پنج مرحله حساس به کمبود آب یعنی مراحل جوانه‌زنی، اوایل رشد رویشی، اواخر رشد رویشی، گل‌دهی و غلاف‌دهی، توسط آبیاری، آب به نحو مطلوب و مناسب در اختیار گیاهان قرار داده شد. پنج رقم نخود شامل: آرمان، آزاد، بیونج، هاشم و ILC482 به عنوان فاکتور فرعی در نظر گرفته شدند. کشت به صورت بهاره با تراکم ۴۰ بوته در مترمربع انجام گرفت. جهت اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ و غلظت متابولیت‌ها از جوانترین برگ‌های بالغ و توسعه یافته خط دوم کاشت نمونه برداری به عمل آمد و زمان نمونه‌گیری‌ها به نحوی انتخاب شد که بعد از اعمال تنش قطع آبیاری علائم ظاهری تنش کم‌آبی (پژمردگی برگ‌ها) حتی اوایل صبح قبل از طلوع خورشید هم دیده شود و این نمونه‌گیری‌ها ۱۰ روز پس از غلاف‌دهی صورت گرفت. نمونه‌های مورد استفاده جهت اندازه‌گیری غلظت متابولیت‌ها به سرعت در نیتروژن مایع منجمد و تا زمان اندازه‌گیری در دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. عملیات برداشت نیز پس از رسیدگی فیزیولوژیک بوته‌های نخود انجام پذیرفت. عملکرد بیولوژیک با برداشت ردیف‌های چهارم و پنجم کشت و سپس توزین با ترازوی دیجیتالی به دست آمد. عملکرد دانه با جداسازی دانه‌های دو ردیف برداشت شده و توزین دقیق آن‌ها محاسبه گردید. به منظور اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ (RWC^1) از روش ارائه

¹ Relative Water Content

شده توسط Egert و Tevini (2002) استفاده گردید که طی آن تعداد ۱۰ برگ از هر کرت انتخاب و وزن تر آن‌ها اندازه‌گیری شد. سپس به منظور تعیین وزن تورژسانس، برگ‌ها به مدت ۴ ساعت در شدت نور کم و در دمای اتاق، در داخل آب مقطر غوطه‌ور و در پایان به منظور تعیین وزن خشک، برگ‌ها به مدت ۴۸ ساعت در آون و در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند و سپس RWC از طریق رابطه‌ی ارائه شده توسط Barrs و Weatherley (1962) محاسبه گردید:

$$\text{رابطه ۱: } RWC\% = \frac{(\text{وزن خشک برگ} - \text{وزن تر برگ})}{(\text{وزن خشک برگ} - \text{وزن تر برگ})} \times 100$$

اندازه‌گیری کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II توسط دستگاه استرس‌متر (PEA^۱) صورت گرفت، مراحل کار در هر نوبت اندازه‌گیری عبارت بود از نصب گیره‌های مخصوص تاریکی دادن به برگ‌ها که روی بخش میانی پهنک برگ قرار می‌گرفت، سپس دریچه‌های عبور نور بسته شده و پس از حدود ۲۰ دقیقه تاریکی دادن، تیوب نور دهنده‌ی دستگاه به دریچه هر گیره متصل و با باز کردن دریچه و فشار دادن دکمه شروع، مؤلفه‌های فلورسانس اندازه‌گیری شده و اعداد حاصل از دستگاه نسبت Fv/Fm (نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس ماکزیمم) یعنی حداکثر بازده کوانتومی فتوسیستم II در شرایط تاریکی را به ما می‌دهد که براساس این داده‌ها میزان ظرفیت فتوشیمیایی فتوسیستم II برای تیمارهای مورد بررسی به دست آمد. به منظور اندازه‌گیری صفات بیوشیمیایی از نمونه برگ‌های نگهداری شده در دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد استفاده شد و توسط دستگاه الایزا ریدر غلظت‌ها اندازه‌گیری گردید. برای تعیین غلظت پروتئین‌های محلول از روش Bradford (1962) استفاده شد. جهت اندازه‌گیری قندهای محلول کل از روش فنل - اسیدسولفوریک (AOAC, 1995) استفاده گردید و اندازه‌گیری غلظت پرولین با استفاده از روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) انجام پذیرفت. برای انجام محاسبات مورد نیاز و تجزیه واریانس داده‌ها از نرم افزار EXCEL و MSTAT-C و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد استفاده گردید.

نتایج و بحث

عملکرد دانه و زیست توده

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر فاکتورهای رژیم رطوبتی، رقم و برهم‌کنش آن‌ها بر روی عملکرد دانه و زیست توده در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد (جدول ۱). با توجه به معنی‌دار شدن اثر ساده رقم و رژیم رطوبتی و برهم‌کنش آن‌ها بر عملکرد دانه و سایر صفات مورد بررسی، مقایسه میانگین‌ها با بررسی برهم‌کنش آن‌ها صورت پذیرفت.

^۱ Plant Efficiency Analyser

براساس نتایج، بیش‌ترین و کم‌ترین عملکرد بیولوژیک برای رقم آرمان به ترتیب در تیمارهای آبیاری مطلوب و تیمار قطع آبیاری از ابتدای گل‌دهی به میزان ۳۱۲۶ و ۱۵۳۶ کیلوگرم در هکتار به‌دست آمد (جدول ۲). همچنین، بالاترین و پایین‌ترین عملکرد دانه به‌ترتیب مربوط به رقم آرمان در تیمار آبیاری مطلوب به میزان ۱۳۵۵ کیلوگرم در هکتار و رقم هاشم تحت تیمار قطع آبیاری از ابتدای گل‌دهی تا رسیدگی به میزان ۲۹۳ کیلوگرم در هکتار بود (جدول ۲). براساس نتایج به دست آمده در مورد سایر رقم‌های مورد بررسی در این تحقیق بیش‌ترین کاهش عملکرد دانه در تیمار قطع آبیاری از مرحله گل‌دهی تا رسیدگی به‌دست آمد. اعمال تنش رطوبتی در هر دو تیمار از مرحله گل‌دهی و غلاف‌دهی تا زمان رسیدگی به طور معنی‌داری عملکرد دانه و بیوماس را کاهش داد. در این شرایط بیش‌ترین کاهش عملکرد دانه و بیوماس نسبت به شرایط بدون تنش مربوط به رقم آرمان به ترتیب با ۶۳ و ۵۱ درصد بود و کم‌ترین کاهش عملکرد دانه و بیوماس برای رقم ILC482 به ترتیب با ۴۲ و ۲۷ درصد حاصل گردید که نشان‌دهنده مقاومت بالای این رقم در برابر شرایط کم آبی و حفظ عملکرد خود در این شرایط است. کم‌ترین عملکرد دانه در هر سه تیمار رطوبتی نیز مربوط به رقم هاشم بود (جدول ۲). با افزایش رطوبت قابل استفاده برای گیاه، میزان ماده خشک تولید شده در واحد سطح و به دنبال آن عملکرد افزایش می‌یابد (Siddique et al., 2000). مطالعه در ارتباط با اثر مثبت شرایط کنترل شده در شکل‌گیری عملکرد دانه نشان می‌دهد که اثر مثبت آبیاری بر عملکرد دانه را می‌توان به بهبود شاخص سطح برگ و دوام آن، افزایش فتوسنتز جاری برگ و در نتیجه افزایش سرعت رشد محصول در این شرایط نسبت داد (ثمن و همکاران، ۱۳۸۶). آبیاری نخود در مرحله‌ی گل‌دهی کامل و مرحله پرشدن غلاف‌ها عملکرد دانه و بیولوژیک نخود را نسبت به شرایط دیم به طور معنی‌داری افزایش می‌دهد (کانونی و همکاران، ۱۳۸۱). کمبود رطوبت در مرحله‌ی گل‌دهی و بعد از آن به طور معنی‌داری بیوماس و عملکرد را کاهش می‌دهد (Singh et al., 1990)، و در مطالعه حاضر نیز این امر به وضوح مشاهده گردید که در نتیجه کاهش رطوبت، سنتز و انتقال شیره‌ی پرورده نیز کاهش یافته و به دنبال آن عملکرد دانه نیز نقصان یافت. همچنین، کشت رقم هاشم به صورت بهاره در منطقه مورد مطالعه (کرمانشاه) با توجه به عملکرد نامناسب آن در این شرایط قابل توصیه نیست.

محتوای نسبی آب برگ

نتایج تجزیه واریانس حاکی از اثر معنی‌دار فاکتورهای رژیم رطوبتی و رقم بر روی محتوای نسبی آب برگ در سطح احتمال یک درصد بود، اما برهم‌کنش آن‌ها اثر معنی‌داری نداشت (جدول ۱). براساس نتایج مقایسه میانگین‌ها، بیش‌ترین محتوای نسبی آب برگ توسط رقم آزاد تحت شرایط بدون تنش و به میزان ۶۰/۷ درصد و کم‌ترین محتوای نسبی آب برگ برای رقم هاشم در تیمار قطع آبیاری از ابتدای گل‌دهی و به مقدار ۳۵/۲ درصد به‌دست آمد (جدول ۲).

۱۱ فصلنامه علمی پژوهشی فیزیولوژی گیاهان زراعی - دانشگاه آزاد اسلامی واحد اهواز - سال دهم، شماره سی و نهم، پائیز ۱۳۹۷

جدول ۱: تجزیه واریانس عملکرد بیولوژیک، صفات فیزیولوژیکی و محتوای متابولیت‌های مختلف در ارقام مختلف نخود تحت رژیم‌های مختلف رطوبتی در منطقه کرمانشاه

پروالین	قندهای محلول	پروتئین‌های محلول	پروتئین‌های فتوشیمیایی II	حداکثر کارایی فتوشیمیایی	محتوای نسبی آب برگ	عملکرد دانه	عملکرد بیولوژیکی	درجه آزادی	منابع تغییر
۹۳۵/۰۰۵ ^{NS}	۹/۴۷۰ ^{NS}	۲۰/۸۶۰ ^{NS}	۰/۰۰۷ ^{NS}	۲۴/۶۰۹ ^{NS}	۱۵۳۸/۴۸۹ ^{NS}	۱۳۱۷۱/۲۰۰ ^{NS}	۲	تکرار	
۵۹۴۵/۵۹۰ ^{**}	۳۲۹۷/۵۶۳ ^{**}	۲۸۱۴/۳۷۳ ^{**}	۰/۰۰۷۹ ^{**}	۱۱۲۷/۹۷۱ ^{**}	۳۴۱۵/۱۵۰۲۳ ^{**}	۹۵۳۸۹۴/۴۰۰ ^{**}	۲	رژیم رطوبتی	
۳۶/۶۱۴	۳۶/۵۵۰	۱/۵۸۶	۰/۰۰۳	۲۷/۷۰۳	۳۶۴/۶۲۲	۱۲۵۴/۱۰۰۰	۴	خطای اصلی	
۵۷۷۳/۸۲۳ ^{**}	۱۴۲۲/۱۱۷ ^{**}	۱۹۹/۲۶۳ ^{**}	۰/۰۰۶ ^{**}	۱۱۲/۶۶۳ ^{**}	۱۱۰۲۷۶/۴۴۴ ^{**}	۷۵۸۴۴/۹۷۸ ^{**}	۴	رقم	
۱۰۳۴/۰۹۳ ^{**}	۷۰/۵۷۹ ^{**}	۲۵/۱۱۷ ^{**}	۰/۰۰۰۱ ^{**}	۲/۷۲۰ ^{NS}	۶۷۶۳/۹۱۱ ^{**}	۲۴۳۰/۱/۵۱۱ ^{**}	۸	رژیم رطوبتی × رقم	
۴۵/۴۶۱	۱۱/۳۳۳	۱/۴۴۰	۰/۰۰۰۱	۲/۶۸۱	۳۹۱/۰۲۲	۷۱۲۱/۰۶۷	۲۴	خطای فرعی	
۴/۸۰	۵/۵۸	۱/۳۷	۲/۵۴	۳/۴۱	۴/۶۷	۷/۳۲		ضریب تغییرات (درصد)	

NS و * : به ترتیب نشان دهنده عدم معنی‌دار بودن و معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد و یک درصد است.

جدول ۲: مقایسه میانگین‌های عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه و صفات فیزیولوژیکی تحت تأثیر برهم‌کنش سطوح رژیم

رطوبتی و رقم در منطقه کرمانشاه

رژیم رطوبتی	رقم	عملکرد بیولوژیکی (kg/ha)	کاهش نسبت به شرایط کنترل (%)	عملکرد دانه (kg/ha)	کاهش نسبت به شرایط کنترل (%)	محتوای نسبی آب برگ (%)	حداکثر کارایی فتوسیمیایی فتوسیستم II
قطع آبیاری از ابتدای گلدهی	آرمان	۱۵۳۶ f	۵۱	۵۰۴ g	۶۳	۳۸/۵ g	۰/۵۹ h
	آزاد	۱۸۲۴ ef	۳۶	۶۵۹ f	۵۱	۴۲/۲ f	۰/۶۲ fg
	بیونج	۱۹۶۳ e	۳۱	۶۵۱ f	۴۵	۴۲/۴ f	۰/۶۰ gh
	هاشم	۱۵۶۸ f	۳۵	۲۹۳ i	۵۹	۳۵/۲ h	۰/۵۴ i
	ILC482	۲۰۰۰ e	۲۷	۷۱۵ f	۴۲	۴۰/۲ fg	۰/۶۳ ef
قطع آبیاری از ابتدای غلاف-دهی	آرمان	۲۳۰۴ d	۲۷	۸۱۱ e	۴۰	۴۵/۴ e	۰/۶۶ d
	آزاد	۲۵۱۸ cd	۱۱	۱۰۳۵ c	۲۳	۵۰/۹ c	۰/۷۰ c
	بیونج	۲۵۷۰ bcd	۹	۹۲۸ d	۲۱	۵۰/۲ c	۰/۶۸ d
	هاشم	۲۰۰۶ e	۱۶	۳۶۵ h	۴۹	۴۲/۳ f	۰/۶۴ e
	ILC482	۲۳۹۰ d	۱۲	۹۲۳ d	۲۵	۴۷/۳ de	۰/۷۱ c
آبیاری مطلوب	آرمان	۳۱۲۶ a	-	۱۳۵۵ a	-	۵۷/۲ b	۰/۷۴ ab
	آزاد	۲۸۳۲ b	-	۱۳۳۹ a	-	۶۰/۷ a	۰/۷۴ b
	بیونج	۲۸۳۸ b	-	۱۱۷۳ b	-	۵۹/۷ ab	۰/۷۵ ab
	هاشم	۲۳۹۴ d	-	۷۲۰ f	-	۴۹/۹ cd	۰/۷۲ c
	ILC482	۲۷۲۶ bc	-	۱۲۳۷ b	-	۵۷/۶ b	۰/۷۶ a

میانگین‌ها در هر ستون که حداقل دارای یک حرف مشترک هستند، فاقد اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن می‌باشند.

اندازه‌گیری وضعیت آب گیاه به عنوان یک شاخص مهم در شناسایی پاسخ گیاهان به تنش خشکی مطرح است، به طوری که زیاد بودن محتوای نسبی آب برگ و کم بودن سرعت از دست رفتن آب، نشان دهنده سازگاری به خشکی در ژنوتیپ‌ها بوده و می‌تواند به عنوان یکی از معیارهای گزینش برای تحمل به خشکی مورد استفاده قرار گیرد (Winter et al., 1988). مطالعات مختلف صورت گرفته نشان می‌دهد که تعیین وضعیت آب و محتوای نسبی آب برگ‌ها در صبح و عصر به نحو کارآمدی می‌تواند برای گزینش ارقام متحمل به خشکی در نخود به کار گرفته شوند (Pannu et al., 1993).

محتوای نسبی آب برگ بالا و سرعت از دست رفتن آب برگ پایین ارتباط نزدیکی با مقاومت به خشکی دارند و این پارامترها به عنوان شاخص‌های قابل اتکاتری نسبت به سایر پارامترهای تعیین وضعیت آب گیاه در شرایط محدودیت رطوبت پیشنهاد شده است (Keles and Oncel, 2004). در مطالعه بر روی نخود گزارش شده که محتوای نسبی آب برگ در ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی نسبت به ژنوتیپ‌های حساس به میزان بالاتری وجود دارد و همبستگی معنی‌داری بین شاخص تحمل به خشکی و محتوای نسبی آب برگ وجود دارد که نشان می‌دهد این پارامترها می‌توانند به عنوان معیاری مناسب برای گزینش ژنوتیپ‌های مقاوم در محیط‌های با محدودیت رطوبتی مورد استفاده قرار بگیرند (Talebi et al., 2013). گزارش ارائه شده در مورد مطالعات مختلف حاکی از اثر منفی تنش خشکی بر روی محتوای نسبی آب برگ و کاهش معنی‌دار این صفت در اکالیپتوس (شرعت و عصاره، ۱۳۸۷) و نخود (Patel and Hemantaranjan, 2012) و می‌باشد و تنش خشکی در مرحله گل‌دهی اثرات زیان‌بار بیشتری را نسبت به تنش خشکی در مرحله غلاف‌دهی بر روی این صفت وارد می‌آورد و در ارقام متحمل به خشکی محتوای نسبی آب برگ به مقدار بالاتری وجود دارد.

کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که فاکتورهای رژیم رطوبتی، رقم و برهم‌کنش آن‌ها بر روی کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II اثر معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد داشتند (جدول ۱). با توجه به نتایج حاصله، بالاترین کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II (Fv/Fm) به وسیله‌ی رقم ILC482 تحت شرایط بدون تنش و به میزان ۰/۷۶ و پایین‌ترین Fv/Fm توسط رقم هاشم در تیمار قطع آبیاری از ابتدای گل‌دهی و به میزان ۰/۵۴ حاصل شد (جدول ۲). امروزه فلورسانس کلروفیل به عنوان یک معیار برای اندازه‌گیری اثر تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی بر گونه‌های زراعی و تعیین میزان مقاومت آن‌ها به خشکی پیشنهاد شده است (Moffatt et al., 1990). کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به صورت نسبت Fv/Fm (نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس ماکزیمم) بیان می‌شود و تنش‌های محیطی با اثر بر فتوسیستم II باعث کاهش این نسبت می‌شوند (Ma et al., 1995). بنا به گزارش Lu و Zhang (1998) کاهش نسبت Fv/Fm در شرایط محدودیت رطوبتی می‌تواند ناشی از کاهش انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I بر اثر بروز محدودیت‌های ایجاد شده بر سر راه انجام واکنش‌های نوری فرایند فتوسنتز در این شرایط باشد. گیاهانی که در شرایط محدودیت رطوبتی و بروز تنش نسبت Fv/Fm بالاتری را داشته باشند، کارایی فتوسنتزی بیشتری را داشته و می‌توانند عملکرد بهتری را از خود نشان دهند (Sayed, 2003). بروز تغییر در فعالیت فتوسیستم II و کاهش فعالیت آن همراه با تخریب ساختمان پروتئین D_1 موجود در این فتوسیستم می‌تواند تحت تأثیر افزایش فلورسانس کلروفیل در شرایط

محدویت آب می‌باشد (Ahmed et al., 2002). تنش خشکی موجب کاهش معنی‌داری در کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در گیاه نخود می‌گردد که دلیل این امر را می‌توان آسیب دیدن پروتئین D1 موجود در فتوسیستم II، اختلال در فعالیت آن و نهایتاً افزایش فلورسانس کلروفیل دانست (شوریایی و همکاران، ۱۳۹۱). نتایج حاصل از مطالعه بر روی ارقام مختلف جو حاکی از اثر معنی‌دار تنش خشکی بر روی کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II بوده و بالاتر بودن کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II نشان‌دهنده‌ی بالاتر بودن مقدار فتوسنتز است و عملکرد را تحت شرایط تنشی بهبود می‌بخشد (ممنوعی و سیدشریفی، ۱۳۸۹).

متابولیت‌ها

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که فاکتورهای رژیم رطوبتی، رقم و برهم‌کنش آن‌ها در سطح احتمال یک درصد اثر معنی‌داری را بر روی پروتئین‌های محلول، قندهای محلول و پرولین داشتند (جدول ۱). با توجه به نتایج مقایسه میانگین-ها، بالاترین محتوای پروتئین‌های محلول برای رقم هاشم در شرایط آبیاری مطلوب، به میزان ۱۰۴/۴ (میلی گرم بر دسی-لیتر) و پایین‌ترین محتوا تحت تیمار قطع آبیاری از ابتدای گل‌دهی برای رقم ILC482، به مقدار ۶۸ (میلی گرم بر دسی-لیتر) به دست آمد (جدول ۳). بیش‌ترین غلظت قندهای محلول توسط رقم ILC482 به میزان ۸۳/۱۰ (میلی گرم گلوکز بر گرم وزن تر) در تیمار قطع آبیاری از ابتدای گل‌دهی حاصل شد و کم‌ترین غلظت برای رقم هاشم در شرایط آبیاری مطلوب و به میزان ۲۹/۹۶ (میلی گرم گلوکز بر گرم وزن تر) به دست آمد (جدول ۳). بالاترین غلظت پرولین توسط رقم ILC482 تحت شرایط قطع آبیاری از ابتدای گل‌دهی و به میزان ۲۲۸/۵ (میلی گرم بر گرم وزن تر) و کم‌ترین غلظت، توسط رقم هاشم در شرایط آبیاری مطلوب و به مقدار ۶۴ (میلی گرم بر گرم وزن تر) حاصل شد (جدول ۳). گیاهان با تغییراتی که در برخی از خصوصیات فیزیولوژیک خود ایجاد می‌کنند به تنش‌های مختلف پاسخ می‌دهند. تجمع مواد محلول (اسمولیت‌ها) در پاسخ به تنش خشکی به منظور انجام تنظیم اسمزی راهی برای حفظ آماس سلولی و افزایش مقاومت به تنش خشکی است (Sanchez et al., 2003). تجمع مواد محلول در سیتوسول امکان تعدیل فشار اسمزی را در سلول فراهم می‌آورد که در این شرایط از تجمع یون‌های سمی مانند سدیم در سیتوسول، که برای پروتئین‌ها و غشاهای سمی هستند جلوگیری به عمل می‌آید و برای تداوم فرایندهای طبیعی درون سلولی گیاه مفید و مؤثر واقع می‌گردد (Guo et al., 2005). به نظر می‌رسد کاهش محتوای پروتئین‌های محلول کل تحت تنش خشکی، در نتیجه واکنش پروتئین با رادیکال‌های آزاد، افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده پروتئین، کاهش سنتز پروتئین و نیز تجمع اسیدهای آمینه‌ی آزاد، از جمله پرولین مرتبط است (طالع‌احمد و حداد، ۱۳۸۹). سی‌وسه‌مرده و همکاران (۱۳۹۳) علت کاهش پروتئین‌های محلول کل برگ‌ها در مرحله‌ی رشد زایشی گیاه نخود را با توجه به بالا بودن محتوای پروتئین دانه نخود، نیاز دانه به پروتئین و انتقال پروتئین-

های محلول از برگ‌ها به دانه‌های در حال تشکیل و رشد در مرحله‌ی رشد زایشی، مخصوصاً در تیمار تنشی که به دلیل زودرسی این انتقال سریع‌تر از تیمار بدون تنش صورت می‌گیرد، اعلام کردند و در مطالعه حاضر نیز این امر مشاهده گردید و در ارقام مقاوم مقادیر این متابولیت به میزان کم‌تری وجود داشت که ناشی از مصرف پروتئین‌های محلول به منظور تبدیل به اسیدهای آمینه آزاد به منظور به‌کارگیری در فرایند تنظیم اسمزی بود و طی آن خسارت وارده به نخود کاهش یافت (جدول ۳). عمل فیزیولوژیک قندهای درگیر در فرایند تنظیم اسمزی، جلوگیری از اتصال بین غشاهای مجاور هم در طول دوره‌ی تنش، نگهداری از لیپیدها، حفظ پایداری پروتئین‌ها از طریق ایجاد پیوندهای هیدروژنی با دنباله‌های خطی پروتئین‌ها، تنظیم بیان ژن و تنظیم اسمزی است (Ho *et al.*, 2001). قندهای محلول در شرایط وقوع تنش خشکی می‌توانند هم به‌عنوان عوامل اسمزی و هم به عنوان حفاظت‌کننده‌های اسمزی برای مقابله با شرایط کم‌آبی ایفای نقش کنند (Ingram and Bartels, 1996; Bohnert *et al.*, 1999)، به عنوان عامل اسمزی افزایش غلظت قندها طی تنش خشکی به طور معنی‌دار به فرایند تنظیم اسمزی و حفظ آماس کمک می‌کند و به عنوان حفاظت‌کننده اسمزی، باعث پایداری پروتئین‌ها و غشاهای می‌شوند (Sanchez *et al.*, 1998). محتوای قندهای محلول می‌تواند روشی مناسب برای انتخاب گونه‌های مقاوم به خشکی و شوری باشد (Kerepesi, 1998) و در ارقام مورد بررسی در این آزمایش غلظت بیش‌تری از قندهای محلول در ارقامی که عملکرد مناسب‌تری را از خود نشان دادند، دیده شد (جدول ۳). پرولین یکی از اسیدهای آمینه است که در تنظیم اسمزی درون گیاه نقش به‌سزایی دارد (Guo *et al.*, 2005). امروزه به‌خوبی مشخص گردیده که به طور گسترده‌ای در بسیاری از گیاهان زراعی در صورت مواجه شدن با تنش‌های زیست محیطی به‌خصوص تنش خشکی غلظت پرولین در برگ‌ها افزایش می‌یابد (Kavikishor *et al.*, 2005). افزایش پرولین در گیاه هنگام تنش، نوعی مکانیسم دفاعی است و پرولین از طریق تنظیم اسمزی، جلوگیری از تخریب آنزیم‌ها و پاکسازی رادیکال هیدروکسیل، مقاومت گیاه را در برابر تنش‌ها افزایش می‌دهد (Kuznetsov and Shevyankova, 1997). پرولین، مانند یک سیگنال مولکولی عمل کرده و سبب تنظیم کردن وظایف میتوکندریایی می‌گردد، در این شرایط ممکن است احیای سلول یا مرگ آن رخ دهد و بیان یک سری از ژن‌های خاص شروع گردد که می‌توانند برای بازگشت گیاه از حالت تنش به شرایط طبیعی مفید و کارآمد باشند (Szabados and Savoure, 2009). این اسیدآمینه یکی از اسمولیت‌های مؤثر در مقاومت به خشکی است و می‌توان آن را به عنوان یک آنتی‌اکسیدان غیرآنزیمی دانست که باعث حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن می‌شود و مانند یک آنتی‌اکسیدان قوی این توانایی را دارد که از مرگ سلول‌ها در برابر تنش‌های محیطی جلوگیری کند (Chen and Dickman, 2005). تجمع پرولین تحت تنش خشکی در بسیاری از گونه‌های گیاهی همبستگی مثبتی با مقاومت به تنش داشته است و غلظت بالای این اسمولیت در گیاهان عالی مقاوم به تنش نسبت به گونه‌های حساس به

تنش مشاهده شده است. تجمع این اسمولیت بر روی پروتئین‌های محلول و حفظ ساختمان پروتئین‌های ساختاری، حفظ یک‌پارچگی غشاء در شرایط تنش خشکی و کاهش اکسیداسیون لیپیدهای غشایی و بازدارنده‌های گیاهی اثرگذار است (Demiral and Turkan, 2004).

جدول ۳: مقایسه میانگین‌های متابولیت‌های مختلف تحت تأثیر برهم‌کنش رژیم رطوبتی و رقم در منطقه کرمانشاه

رژیم رطوبتی	رقم	پروتئین‌های محلول (mg dl ⁻¹)	قندهای محلول (mg glu g ⁻¹ fw)	پرولین (mg g ⁻¹ fw)
قطع آبیاری از ابتدای گل‌دهی	آرمان	۷۹/۹ h	۶۱/۶۱ d	۱۷۳/۱ c
	آزاد	۶۹/۱ j	۷۶/۷۰ bc	۲۱۱/۸ b
	بیونج	۷۱/۵ i	۷۴/۲۷ c	۲۱۹/۰ ab
	هاشم	۸۳/۸ fg	۴۴/۴۰ ef	۱۵۲/۷ d
	ILC482	۶۸ j	۸۳/۱۰ a	۲۲۸/۵ a
قطع آبیاری از ابتدای غلاف‌دهی	آرمان	۹۱/۷ e	۶۰/۵۵ d	۱۱۵/۰ e
	آزاد	۸۱/۷ gh	۸۱/۵۹ ab	۱۷۶/۶ c
	بیونج	۸۳/۳ fg	۷۵/۳۷ c	۱۷۷/۴ c
	هاشم	۹۴/۳ d	۴۸/۰۲ ef	۱۰۳/۲ f
	ILC482	۸۴/۲ f	۸۲/۶۵ a	۱۸۵/۱ c
آبیاری مطلوب	آرمان	۱۰۲/۵ ab	۴۲/۹۱ f	۷۱/۸ gh
	آزاد	۱۰۰/۱ c	۴۵/۶۸ ef	۷۶/۹ g
	بیونج	۱۰۱/۳ bc	۴۷/۸۱ ef	۷۳/۷ gh
	هاشم	۱۰۴/۴ a	۲۹/۹۶ g	۶۴ h
	ILC482	۱۰۰/۸ bc	۴۹/۷۱ e	۷۶/۵ g

مطالعه بر روی ارقام مختلف گندم (طالع‌احمد و حداد، ۱۳۸۹)، و نخود (Mafakheri et al., 2011) نشان دهنده این امر است که در گیاهان تحت تنش خشکی در مقایسه با گیاهان بدون تنش محتوای پروتئین‌های محلول کل با افزایش تنش خشکی هم در مرحله‌ی رویشی و هم در مرحله‌ی زایشی کاهش و محتوای قندهای محلول در این شرایط در هر دو مرحله‌ی مذکور افزایش می‌یابد. آذری نصرآباد و همکاران (۱۳۹۶) اظهار داشتند که تنظیم اسمزی به حفظ تورژسانس سلول به منظور بقاء و یا کمک به رشد گیاه تحت کمبود آب کمک کرده و در گیاه سورگوم دانه‌ای نیز تحت شرایط تنش

خشکی محتوای قندهای محلول و پرولین افزایش معنی‌داری را از خود نشان داد. تنش کمبود آب در گیاهان اکالیپتوس (شریعت و عصاره، ۱۳۸۷)، سیاه‌دانه (قربانلی و همکاران، ۱۳۸۹) و نخود (Patel and Hemantaranjan, 2012) سبب افزایش غلظت قندهای محلول و پرولین در تمامی ارقام گردید به نحوی که متناسب با کاهش رطوبت و افزایش خشکی میزان قندهای محلول و پرولین در برگ‌های این گیاهان با افزایش روبه‌رو بوده و روند افزایش در مقدار قندهای محلول همسو با افزایش پرولین بود.

نتیجه‌گیری

نتایج به‌دست آمده نشان داد که رابطه‌ای مثبت بین فراهم بودن رطوبت با عملکرد دانه و زیست‌توده و مقدار صفات فیزیولوژیک اندازه‌گیری شده وجود دارد و در ارقام مقاوم‌تر در مقابل تنش خشکی، محتوای نسبی آب برگ و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II، مقادیر بالاتری را داشتند. در ارقام مورد بررسی در این مطالعه رقم‌های آزاد، بیونج و ILC482 با برخورداری از محتوای نسبی آب بالاتر و کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II بهتر در برگ‌های خود، که نشان‌دهنده توان بیش‌تر این ارقام در جذب و نگهداری آب در برگ‌های آن‌ها و استفاده‌ی مناسب‌تر از انرژی خورشیدی است به این ارقام توانایی بیش‌تر برای انجام فرایند فتوسنتز و حفظ آن تحت شرایط کمبود آب را اعطا کرده و نهایتاً افزایش عملکرد در این وضعیت را سبب گردید. با افزایش رطوبت قابل دسترس محتوای پروتئین‌های محلول کل برگ‌ها افزایش یافته و در ارقام مقاوم به خشکی میزان این متابولیت کم‌تر بود و کاهش رطوبت کاهش این متابولیت را به همراه داشت بر عکس در ارقام مقاوم به خشکی و تحت شرایط تنشی، محتوای قندهای محلول و پرولین افزایش قابل ملاحظه‌ای داشت و با افزایش رطوبت قابل دسترس مقادیر این متابولیت‌ها کاهش یافت و می‌توان از این خصوصیات یعنی بالا بودن غلظت قندهای محلول و پرولین در کنار کاهش پروتئین‌های محلول که به منظور تنظیم اسمزی و حفظ تعادل آب درون سلولی تجزیه شده است برای گزینش ارقام مقاوم به خشکی بهره گرفت، زیرا در این ارقام به کمک فعالیت بیش‌تر تنظیم‌کننده‌های اسمزی مذکور توان مقاومتی گیاه برای سازگاری به شرایط تنشی از طریق تنظیم وضعیت آبی درون‌سلولی و کمک به تداوم فرایند فتوسنتز، بیش‌تر شد که طی آن گیاه کمبود آب موجود را به نحو مناسب سازمان‌دهی کرده و این امر سبب کاهش کم‌تر عملکرد در ارقام مقاوم که شامل ILC482، آزاد و بیونج بود گردید.

منابع

آذری نصرآباد، ع.، موسوی نیک س.م.، بهشتی، س.ع. و سیروس‌مهر، ع. ۱۳۹۶. بررسی اثر تنش خشکی در مراحل مختلف رشد بر عملکرد دانه، تجمع اسمولیت‌ها و رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی زئوتیپ‌های سورگوم دانه‌ای. نشریه پژوهش‌های زراعی ایران. ۱۵ (۳): ۶۷۶-۹۰.

- ثمن، م.، سپهری، ع.، احمدوند، گ. و صباغ‌پور، س.ح. ۱۳۸۶. تاثیر آبیاری در مراحل تشکیل غلاف و پر شدن دانه بر رشد و عملکرد پنج رقم نخود. مجله پژوهش کشاورزی آب، خاک و گیاه در کشاورزی. ۱ (۷): ۵۹-۴۱.
- حسین‌زاده، س. ر.، چنیانی، م. و سلیمی، ا. ۱۳۹۳. بررسی اثر متانول بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک نخود تحت تنش خشکی. نشریه پژوهش‌های حبوبات ایران. ۵ (۲): ۸۲-۷۱.
- راستی‌ثانی، م.س.، لاهوتی، م. و گنجعلی، ع. ۱۳۹۳. بررسی تاثیر تنش خشکی بر صفات مورفولوژیک و فلئورسانس کلروفیل گیاهچه‌های لوبیای قرمز. نشریه پژوهش‌های حبوبات ایران. ۵ (۱): ۱۱۶-۱۰۳.
- سی و سه‌مرده، ع.، غلامی، س.، بهرام‌نژاد، ب.، کانونی، ه. و صادقی، ف. ۱۳۹۳. اثر تنش خشکی بر محتوای اسمولیت‌های سازگار، فعالیت آنزیمی و عملکرد دانه ژنوتیپ‌های نخود. مجله علوم زراعی ایران. ۱۶ (۲): ۱۲۴-۱۰۹.
- شریعت، آ. و عصاره، م. ۱۳۸۷. اثر تنش خشکی بر رنگیزه‌های گیاهی، پرولین، قندهای محلول و پارامترهای رشد چهار گونه از اکالیپتوس. مجله پژوهش و سازندگی در منابع طبیعی. (۷۸): ۱۴۸-۱۳۹.
- شوریابی، م.، گنج‌علی، ع. و ابریشم‌چی، پ. ۱۳۹۱. بررسی تاثیر اسید سالیسیلیک بر فعالیت آنزیم‌ها و ترکیبات آنتی‌اکسیدان ارقام نخود (*Cicer arietinum* L.) در مواجهه با تنش خشکی. مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی. ۱ (۵): ۵۴-۴۱.
- طالع احمد، س. و حداد، ر. ۱۳۸۹. اثر سیلیکون بر فعالیت آنزیم‌های ضد اکسنده و محتوای تنظیم‌کننده‌های اسمزی در دو ژنوتیپ گندم نان در شرایط تنش خشکی. مجله‌ی به زراعی نهال و بذر. ۲ (۲): ۲۲۵-۲۰۷.
- عیسوند، ح. و عشوری، پ. ۱۳۸۹. فیزیولوژی تنش. انتشارات دانشگاه لرستان. ۲۳۰ ص.
- فتوحی‌قزوینی، ر.، حیدری، م. و هاشم‌پور، ا. ۱۳۹۰. فیزیولوژی و بیولوژی مولکولی تحمل تنش در گیاهان. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. ۳۶۰ ص.
- قربانلی، م.، بخشی‌خانیک، غ.م.، سلیمی‌الیزئی، ص. و هدایتی، م. ۱۳۸۹. اثر کمبود آب و برهم‌کنش آن با اسید آسکوربیک بر مقدار پرولین، قندهای محلول و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و گلوکاتایون پراکسیداز در سیاه‌دانه (*Nigella sativa* L.). فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران. ۲۶ (۴): ۴۷۶-۴۴۶.
- کانونی، ه.، کاظمی، ح.، مقدم، م. و نیشابوری، م.ر. ۱۳۸۱. گزینش لاین‌های نخود زراعی برای مقاومت به خشکی. مجله دانش کشاورزی. ۱۲ (۲): ۱۲۱-۱۰۹.

- محمدی، م.، روزرخ، م. و طالبی، ر. ۱۳۹۵. تاثیر آبیاری تکمیلی و محلول پاشی آهن بر ژنوتیپ‌های نخود در کرمانشاه. مجله علمی پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهی. ۸ (۲۷): ۱۱۳-۱۰۳.
- ممنوعی، ا. و سیدشریفی، ر. ۱۳۸۹. بررسی اثر کمبود آب بر شاخص‌های فلورسانس کلروفیل و میزان پرولین در شش ژنوتیپ جو و رابطه آن با دمای آسمانه و عملکرد. مجله زیست‌شناسی گیاهی. (۵): ۶۲-۵۱.
- میرزاوند، م.، عزیزی، خ.، ابدالی، م.، اسماعیلی، ا. و حیدری، س. ۱۳۹۰. بررسی تاثیر برخی تکنیک‌های زراعی (آرایش کاشت و آبیاری تکمیلی) بر شاخص‌های رشد نخود (*Cicer arietinum* L.). فصلنامه علمی - پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی. ۲ (۳): ۷۳-۶۳.

Ahmed, S., Nawata, E., Hosokawa, M., Domae, Y. and Sakuratani, T. 2002. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mung bean subjected to water logging. Plant Science, 163: 117-123.

AOAC. 1995. Official method of analysis (16 th), Arlington. VA. USA: AOAC.

Ashraf, M. and Foolad, M. R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental Experimental Botany, 59: 206-216.

Awari, V. R., Dalvi, U.S., Lokhande, P. K., Pawar, V.Y., Mate, S. N., Naik, R. M. and Mhase, L. B. 2017. Physiological and Biochemical Basis for Moisture Stress Tolerance in Chickpea under Pot Study. International Journal of Current Microbiology and Applied Science, 6(5):1247-1259.

Baker, N. R. and Rosenqvist, E. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. Journal. Exp. Bot, 55: 607-621.

Barrs, H. D. and Weatherley, P. E. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Australian Journal of Biological Sciences, 15: 413-428.

Bates, L. S., Waldern, R. P. and Teave, I. D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress standees. Plant and Soil, 39: 205-107.

Bohnert, H. J., Nelson, D.E. and Jensen, R. G. 1999. Adaptations to environmental stresses. Plant Cell, 7: 1099-1111.

Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principles of protein dye binding. Annals of Biochemistry, 72: 248-254.

Chen, C. and Dickman, M. B. 2005. Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen *Colletotrichum trifolii*. PNAS, 102: 3459-3464.

Demiral, T. and Turkan, I. 2004. Does exogenous glycine betaine affect ant oxidative system of rice seedlings under NaCl treatment?. Journal of Plant Physiology, 161: 1089-1110.

- Egert, M. and Tevini, M. 2002.** Influence of drought on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress in leaves of chives (*Alliu choenoprasum*). Environmental and Experimental Botany, 48: 43-49.
- Eshghizadeh, H. R. and Ehsanzadeh, P. 2009.** Effect of different irrigation regimes on corn (*Zea mays* L.) genotypes, fluorescence chlorophyll, and growth characteristics and seed yield. Journal Field Crop Science, 40(2): 135-144.
- F.A.O. 2016.** <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx>.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. and Basra, S. M. A. 2009.** Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy Sustain and Development, 29: 185-212.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G. and Sharkey, T. D. 2004.** Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C_3 plants. Plant Biology, 6:1-11.
- Ganjeali, A. and Nezami, A. 2008.** Ecophysiology and determinatives yield of pulses in pulses. JDM Press. Iran. p. 500.
- Guo, Z., Tan, H., Zhu, Z., Lu, S. and Zhou, B. 2005.** Resistance. Plant Physiology and Biochemistry, 43(10-11): 955-962.
- Heidaïy, Y. and Moaveni, P. 2009.** Study of Drought stress on accumulation and proline among aba in different genotypes forage corn. Research journal of biological sciences, 4:1121-1124.
- Ho, S., Chao, Y., Tong, W. and Yu, S. 2001.** Sugar coordinately and differentially regulates growth and stress-related gene expression via a complex signal transduction network and multiple control mechanisms. Plant Physiology, 46:281-285.
- Hu, H. and Xiong, L. 2014.** Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. Annual Review of Plant Biology, 65: 715-741.
- Ingram, J. and Bartels, D. 1996.** The molecular basis of dehydration tolerance in plants. Annual Reviews Plant Physiology Plant Molecular Biology, 47: 377-403.
- Kavikishor, P.B., Sangam, S., Amrutha, R.N., Srilaxmi, P., Naidu, K.R., Rao, K.R.S.S., Rao, S., Reddy, K.J., Theriappan, P. and Sreenivasulu, N. 2005.** Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Current Science, 88: 3.
- Keles, Y. and Oncel, I. 2004.** Growth and solute composition in two wheat species experiencing combined influence of stress conditions. Rus. Journal. Plant Physiology, 51: 228-233
- Kerepesi, I. 1998.** Osmotic and salt stresses induced differential alternation in water-soluble carbohydrate content in wheat seedling. Journal Agriculture Food Chemistry, 5347-5354.
- Krouma, A. 2010.** Plant water relations and photosynthetic activity in three Tunisian chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes subjected to drought. Turkish Journal of Agriculture, 34: 257-264.

Kuznetsov, W. and Shevyankova, N. L. 1997. Stress responses of tobacco cells to high temperature and salinity, Proline accumulation and phosphorylation of polypeptides. *Physiologia Plantarum*, 100: 320-326.

Lu, C. and Zhang, J. 1998. Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants. *Australian Journal Plant Physiology*, 25: 883.

Lugojan, C. and Ciulca, S. 2011. Evaluation of relative water content in winter wheat. *Journal of Horticulture Forestry Biotechnology*, 15: 173-177.

Ma, B. L., Morison, M. J. and Videng, H. D. 1995. Leaf greenness and photosynthetic rates in soybean. *Crop Science*, 35: 1411-1414.

Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P. C. and Sohrabi, Y. 2011. Effect of drought stress and subsequent recovery on protein, carbohydrate contents, catalase, and peroxidase activities in three chickpea (*Cicer arietinum*) cultivars. *Australian Journal of Crop Science*, 5(10):1255-1260.

Matysik, J., Alia, B., Halu, B. and Mohanty, P. 2002. Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. *Current Science*, 82: 525-532

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.

Pannu, R. K., Singh, D. P., Singh, P., Chaudhary, B. D. and Singh, V. P. 1993. Evaluation of various plant water indices for screening the genotypes of chickpea under limited water environment. *Haryana Journal Agronomy*, 9: 16-22.

Patel, P. K. and Hemantaranjan, A. 2012. Salicylic acid induced alteration in dry matter partitioning, antioxidant defense system and yield in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. *Asian Journal of Crop Science*, 4: 86-102.

Talebi, R., Ensafi, M. H., Baghebani, N., Karami, E. and Mohammadi, K. H. 2013. Physiological responses of chickpea (*Cicer arietinum*) genotypes to drought stress. *Environmental and Experimental Biology*, 11: 9-15

Sanchez, F. J., Manzanares, M., De-Andres, E. F., Tenorio, J. L. and Ayerbe, L. 1998. Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. *Field Crops Research*, 59: 225-235.

Sanchez, F. J., De-Andres, E. F., Tenorio, J. L. and Ayerbe, L. 2003. Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress. *Field Crops Research* 86: 81-90.

Sayed, O. H. 2003. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal research. *Photosynthetica*, 3: 321-330.

Serraj, R. and Sinclair, T. R. 2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ*, 25: 333-341.

Siddique, K. H. M., Sedegly, R. H. and Marshal, C. 2000. Effects of plant density on growth and harvest index of branches in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Field Crops Research*, 31:193-203.

Singh, K. B., Bejiga, G. and Malhorta, R. S. 1990. Associations of some characters with seed yield in chickpea collection. *Euphytica*, 49(1): 83-88.

Szabados, L. and Savoure, A. 2009. Proline, a multifunctional amino acid. *Trends Plant Science*, 15: 89-97.

Winter, S. R., Musick, J. T. and Porter, K. B. 1988. Evaluation of screening techniques for breeding drought-resistance winter wheat. *Crop Science*, 28: 512-516.

Yadav, R. S., Hash, C. T., Bidinger, F. R., Devos, K. M. and Howarth, C. J. 2004. Genomic regions associated with grain yield and aspects of post flowering drought tolerance in pearl millet across environments and tester background. *Euphytica*, 136: 265-277.