

بررسی اثر تنش کمآبی بر شاخص‌های فتوسنتزی و عملکرد علوفه ژنوتیپ‌های سورگوم (*Sorghum bicolor*)

معصومه قهرمانی^۱، علی عبادی^۲، قاسم پرمون^{۳*} و سدابه جهانبخش^۴

- ۱) دانش آموخته کارشناسی ارشد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل، ایران.
- ۲) دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل، ایران.
- ۳) دانشجوی دکتری گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل، ایران.
- ۴) استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل، ایران.

* نویسنده مسئول: Ghasem.parmoon@gmail.com

تاریخ پذیرش: ۹۳/۰۶/۱۱

تاریخ دریافت: ۹۳/۰۳/۱۰

چکیده

با توجه به محدودیت دسترسی به آب در تولید گیاهان زراعی یافتن ژنوتیپ‌های با کارایی مطلوب مصرف آب از اولویت‌های پژوهشی به حساب می‌آید. به همین منظور این پژوهش جهت بررسی اثر تنش کمآبی بر شاخص‌های فتوسنتزی و در نهایت تولید و عملکرد علوفه‌ای سه ژنوتیپ سورگوم در دانشگاه محقق اردبیلی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در گلخانه تحقیقاتی در سال ۱۳۹۲ اجرا شد. تیمارهای آزمایش شامل تنش کمآبی در چهار سطح (۸۰، ۶۵، ۴۵ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی) و سه ژنوتیپ سورگوم (KFS6، KFS17 و KFS2) بود. نتایج نشان داد که اثر اصلی تنش کمآبی و ژنوتیپ بر اکثر صفات اندازه‌گیری شده در سطح احتمال یک درصد دارای اختلاف معنی‌دار بود. برهمکنش تنش کمآبی و ژنوتیپ سورگوم تنها بر میزان کلروفیل a، کارتنوئیدها، پایداری کلروفیل و عملکرد علوفه‌ای معنی‌دار گردید. به طوری که تنش کمآبی موجب کاهش کلروفیل a، کلروفیل b، کلورسانس حداکثر (F_m)، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II (F_v/F_m) و عملکرد علوفه و سبب افزایش نسبت کلروفیل a به b، کارتنوئیدها، پایداری کلروفیل، F_0 (فلئورسانس حداقل در شرایط سازگار شده با تاریکی)، F_i (شدت فلورسانس پایه یا لحظه‌ای) گردید. اگرچه ژنوتیپ KFS6 در بسیاری از صفات اندازه‌گیری شده بیشترین مقدار را داشت با این وجود بیشترین عملکرد مربوط به ژنوتیپ KFS2 و بعد از آن KFS17 بود. همچنین بر اساس نتایج تجزیه رگرسیونی ژنوتیپ KFS17 بیشترین همبستگی را بین کلروفیل a، کلروفیل کل و میزان کارتنوئیدها با عملکرد نشان داد. به طور کلی، کاهش عملکرد در ژنوتیپ KFS2 می‌تواند به هزینه کردن بیشتر مواد فتوسنتزی گیاه بهمنظور تحمل در برابر تنش باشد.

واژه‌های کلیدی: رنگدانه‌های فتوسنتزی، فلورسانس کلروفیل، تنش کمآبی.

مقدمه

سورگوم (*Sorghum bicolor*) گیاهی یکساله متعلق به خانواده گرامینه یا پوآسه است. این گیاه از غلات عمده برای کشاورزی دیم در مناطق نیمه‌گرمسیری است. به دلیل تحمل فوق العاده سورگوم به شرایط نامساعد محیطی، در قسمت‌های وسیعی از جهان کشت می‌شود، از پتانسیل تولید بالایی برخوردار است و با شرایط آب و هوایی ایران بهویژه مناطق گرم و خشک و معتدل سازگاری خوبی دارد (Thakur and Sharma, 2005). در بسیاری از مناطق دنیا، گیاهان در طول دوره رشد و نمو با تنش‌های مختلف زنده و غیرزنده مواجه می‌شوند. کم‌آبی یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزنده در تولید محصولات زراعی در سراسر جهان بهویژه کشورهای در حال توسعه و مناطق خشک و نیمه‌خشک به شمار می‌آید و اثر متعددی در سیستم‌های کشاورزی و تولید غذا دارد (Smith and Fredriksen, 2000). اصلاح ژنتیکی برای افزایش تحمل خشکی موضوع بسیار مهمی در اصلاح نباتات بوده و تشخیص و ارزیابی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی، فرآیندی بسیار سخت و زمان‌بر است. تحمل خشکی یک ویژگی بسیار پیچیده بوده و سازوکارهای ژنتیکی و فیزیولوژیکی مربوط به آن نیز به خوبی شناخته نشده است. واکنش گیاهان به خشکی مجموعه‌ای از تغییرات ژنتیکی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی از قبیل بیان ژن، تجمع پروتئین‌های اختصاصی، تغییر غلظت یون‌ها و آنزیم‌ها و ترکیبات متابولیک و بسته شدن روزنه‌ها را شامل می‌گردد (Fukai and Cooper, 1995). تنش کم‌آبی یکی از مهم‌ترین موانع محیطی در برابر فتوسنتر است. بسیاری از مطالعات در رابطه با تنش خشکی کاهش در میزان فتوسنتر را نشان می‌دهد. از عوامل اثرگذار در میزان فتوسنتر برگ می‌توان به نقش کلروفیل‌ها اشاره کرد. محتوای کلروفیل برگ‌ها یکی از عوامل کلیدی در تعیین سرعت فتوسنتر و تولید ماده خشک می‌باشد، به‌طوری‌که از غلظت کلروفیل برگ به عنوان شاخصی برای ارزیابی قدرت منع یاد می‌شود و کاهش مقدار آن در شرایط تنش آبی می‌تواند به عنوان عامل محدودکننده در کاهش کارایی فتوسنتری برگ به حساب آید (Majumdar *et al.*, 1991; Ghosh *et al.*, 2004). فتوسنتر که یکی از فرآیندهای مهم فیزیولوژیک گیاه است، سرعت آن در شرایط کم‌آبی کاهش می‌یابد (Gusegnova *et al.*, 2006). دوام فتوسنتر و حفظ کلروفیل برگ در شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیک متحمل به تنش است. تنش خشکی باعث تولید اکسیژن فعال همراه با کاهش و تجزیه کلروفیل می‌شود. در طی تنش، کلروفیل‌ها در کلروپلاست تجزیه و ساختارهای تیلاکوئید آسیب می‌بینند (Sairam *et al.*, 1998). گزارش شده است که قدرت گیاه در حفظ فتوسنتر، محتوای نسبی آب برگ و ظرفیت فتوسنتری می‌تواند از مهم‌ترین عوامل مؤثر در مقاومت به خشکی باشد (Sajjadinia *et al.*, 2010). بارزترین واکنش‌های گیاهان به عوامل تنش‌زای محیطی افت فتوسنتر ناشی از اختلال در فعالیت فتوسیستم II می‌باشد. جهت ارزیابی اثر تنش خشکی بر سیستم فتوسنتری گیاه از پارامترهای فلورسانس کلروفیل نیز می‌توان استفاده کرد. فلورسانس کلروفیل اطلاعاتی را در

مورد وضعیت فتوسیستم II در اختیار ما قرار می‌دهد (Fracheboud, 2006). جریان الکترون در فتوسیستم شاخصی برای میزان کلی فتوسنتز می‌باشد و اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل تخمینی از نحوه عمل فتوسنتز را امکان‌پذیر می‌سازد. در واقع بررسی وضعیت فتوسنتز یک معیار قابل اعتماد برای ارزیابی میزان سازگاری گیاهان نسبت به محیط اطرافشان می‌باشد. مقدار عملکرد کوانتمومی نشان‌دهنده بیشینه کارایی کوانتمومی فتوسیستم II و معیاری از نحوه عملکرد فتوسنتز گیاهی است (Fracheboud, 2006). از این رو در ژنوتیپ‌های مختلف مقدار کاهش عملکرد کوانتمومی و یا تغییرات فلورسانس در بازه‌ی زمانی به عنوان معیاری از درجه تحمل و مقاومت به تنفس مورد استفاده قرار گرفته است (عشقی‌زاده و احسان‌زاده، ۱۳۸۸) و همکاران (۱۹۹۲) در بررسی روند فتوسنتزی و فلورسانس کلروفیل در گیاهان لوبیایی تحت تنفس و آبیاری مجدد شده اعلام کردند عدم دسترسی به آب در روزهای اول بعد از تنفس، کاهش چندانی در فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای نداشت ولی با افزایش مدت زمان تنفس کاهش شدیدی در فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای ایجاد می‌کند. علت کاهش فتوسنتز و تعرق در طی تنفس، افزایش تولید اسید‌آبسیسیک (ABA) و بسته شدن روزنه در این مدت گزارش شده است. تنفس کم‌آبی هم‌چنین سبب کاهش عملکرد علوفه می‌شود به طوری که موسوی و همکاران (۱۳۸۸) بیان کردند که کاهش میزان آبیاری تا حد اعمال تنفس شدید و تنفس متوسط عملکرد علوفه خشک را به ترتیب ۱۵/۵ و ۶۲/۶ درصد نسبت به تیمار بدون تنفس کاهش داد. Singh و Singh (۱۹۹۵) در بررسی واکنش سورگوم، ذرت و ارزن مرواریدی به آبیاری مشاهده کردند که با افزایش شدت تنفس، فتوسنتز خالص در هر سه گونه کاهش یافت و عملکرد ماده خشک نیز به طور معنی‌داری تحت اثر آبیاری قرار گرفت. در همین رابطه کهن‌مو و مظاہری (۱۳۸۲) در بررسی اثر فواصل آبیاری بر عملکرد سورگوم علوفه‌ای به این نتیجه رسیدند که فواصل آبیاری ۷ و ۱۲ روز نسبت به فواصل آبیاری ۱۷ و ۲۲ روز باعث افزایش معنی‌دار عملکرد شد. هدف از این پژوهش بررسی اثر تنفس کم‌آبی بر واکنش‌های فتوسنتزی، کارایی کوانتمومی فتوسیستم II و در نهایت عملکرد علوفه ژنوتیپ‌های سورگوم بود.

مواد و روش‌ها

آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در گلخانه‌ای با موقعیت جغرافیای ۳۸/۲۵ شمالی ۴۸/۳۰ شرقی در ارتفاع ۱۵۰۰ متری از سطح دریا در دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه محقق اردبیلی در سال ۱۳۹۲ اجرا شد. تیمارهای آزمایشی شامل تنفس کم‌آبی در چهار سطح (۰، ۴۵، ۶۵ و ۸۰ درصد ظرفیت زراعی) و سه ژنوتیپ‌های سورگوم KFS6، KFS2 و KFS17 بود. در این پژوهش تیمار ۸۰ درصد ظرفیت زراعی به عنوان شرایط عدم تنفس و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی به عنوان تنفس شدید در نظر گرفته شد. بدوز ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر مرکز کرج تهیه شد که ژنوتیپ KFS2 به عنوان ژنوتیپ حساس، ژنوتیپ KFS6 به عنوان نیمه‌متحمل و ژنوتیپ

KFS17 به عنوان متحمل معرفی شده بود. برای اجرای این طرح از گلدان‌های به وزن ۱۰ کیلوگرم استفاده شد. بذور پس از ضدعفونی درون گلدان که با خاک لومی که نتایج آنالیز آن در جدول ۱ آمده است پر شده بود، کشت و ظرفیت زراعی خاک به روش وزنی تعیین گردید. تیمارهای تنش کم‌آبی در مرحله چهار الی پنج برگی شدن اعمال شد. به منظور آبیاری، گلدان‌ها هر بار وزن شده و با آب به حد ظرفیت زراعی مورد نظر رسانده شد. نمونه‌برداری لازم برای اندازه‌گیری صفات مورد نظر در طول فصل رشد انجام گرفت. جهت آبیاری، گلدان‌ها روزی سه مرتبه (صبح، ظهر و شب) توزین و با آب به حد ظرفیت زراعی مورد نظر رسانده شد. میزان کودهای شیمیایی NPK به ترتیب ۹۰، ۵۰ و ۵۰ کیلوگرم در هکتار برای هر گلدان محاسبه و مقدار آن اضافه گردد.

جدول ۱: نتایج تجزیه خاک مورد استفاده در آزمایش

بافت خاک لومی	درصد ذرات خاک			میزان عناصر قابل جذب (بی.بی.ام.)			کربن آلی (درصد) نیتروژن فسفر پتاسیم	pH	شوری (دسی‌زیمنس بر متر) ۷/۸۸ ۰/۶۲۵
	رس	سیلت	شن	رس	سیلت	شن			
	۸۴	۱۴	۲	۱۷۰	۸/۵	۰/۰۶	۰/۶۲	۷/۸۸	۰/۶۲۵

میزان سبزینگی بعد از اعمال تیمارهای آبیاری، با دستگاه کلروفیل‌متر (SPAD-502، مینولتای ژاپن) انجام شد. برای سنجش کلروفیل از بافت تازه برگی استفاده شد. در این روش ۱/۰۰ گرم از بافت برگ را با استن ۸۰ درصد به تدریج له کرده تا کلروفیل وارد محلول استن شده و در نهایت حجم محلول با استن ۸۰ درصد به ۲۰ میلی‌لیتر رسانده شد. محلول حاصل به مدت ۱۰ دقیقه در ۴۰۰ دور سانتریفوژ شد و سپس جذب نوری محلول رویی (روشناؤر) در طول موج‌های ۶۴۶/۸، ۶۴۶/۸ و ۶۶۳/۲ نانومتر توسط اسپکتروفوتومتر قرائت شد. مقدار کلروفیل و کارتوئیدها طبق رابطه‌های زیر محاسبه شد (Arnon, 1967). و همچنین شاخص پایداری کلروفیل^۱ (CSI) مطابق با روش Sairam و همکاران (۱۹۹۷) و بر اساس رابطه‌های

زیر محاسبه گردید:

$$\text{Chl}_a = 12.25 \text{ A}_{663.2} - 2.798 \text{ A}_{646.8} \quad \text{رابطه ۱:}$$

$$\text{Chl}_b = 21.50 \text{ A}_{646.8} - 5.10 \text{ A}_{663.2} \quad \text{رابطه ۲:}$$

$$\text{Chl}_{\text{Total}} = C_a + C_b \quad \text{رابطه ۳:}$$

$$\text{Carotenoid}_x = (1000 \text{ A}_{470} - 1.82 \text{ C}_a - 85.02 \text{ C}_b) / 198 \quad \text{رابطه ۴:}$$

$$\text{CSI} = (\text{Total Chl under stress} / \text{Total Chl under control}) \times 100 \quad \text{رابطه ۵:}$$

برای اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل از انتهایی ترین برگ کاملاً توسعه یافته استفاده شد. این کار با استفاده از دستگاه Optic Science- OS-30 USA مدل Chlorophyll Fluorometer گیره‌های مخصوص برگ گیاهان به مدت ۲۰ دقیقه با تاریکی سازگار شده و سپس میزان فلورسانس تیمارها در شدت نور

^۱ The Chlorophyll Stability Index

۱۰۰۰ میکرو مول (فوتون) بر مترمربع در ثانیه مورد ارزیابی قرار گرفت. F_v/F_m میزان عملکرد کوانتوسیم فتوسیستم II مطابق فرمول ذیل محاسبه شد (Arnon, 1949):

$$F_v / F_m = (F_m - F_O) / F_m \quad \text{رابطه ۶}$$

F_m ، میزان فلورسانس حداکثر، بعد از تابیدن یک پالس نور اشباع بر روی گیاه سازگار شده به تاریکی، F_O ، میزان فلورسانس بعد از آن که روی گیاه سازگار شده به تاریکی یک پرتو تعديل شده و ضعیف تابیده شد و مقدار F_t ، شدت فلورسانس پایه یا لحظه‌ای می‌باشد. برای تعیین عملکرد علوفه‌ای پنج بوته از هر گلدان انتخاب و پس از جدا کردن اندام‌های مختلف آن‌ها را در آونی که قبل‌آمدی آن روی ۷۵ درجه سانتی‌گراد تنظیم و راهاندازی شده بود، به مدت ۴۸ ساعت قرار داده شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد صورت گرفت. تجزیه رگرسیونی با استفاده از Minitab و رسم نمودارها با استفاده از Excel انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر اصلی کم‌آبی در سطح احتمال یک درصد بر میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، نسبت کلروفیل a به b و اثر اصلی ژنوتیپ در سطح احتمال پنج درصد بر میزان کلروفیل a و نسبت کلروفیل a به b و در سطح احتمال یک درصد بر کلروفیل b، کلروفیل کل، نسبت کلروفیل a به b دارای اختلاف معنی‌دار بود (جدول ۲). برهمکنش کم‌آبی در ژنوتیپ تنها بر میزان کلروفیل a در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار شد (جدول ۲). نتایج نشان داد که تنش موجب کاهش میزان کلروفیل‌ها و افزایش نسبت کروفیل a به b شد (جدول ۳). مقایسه میانگین برهمکنش در مورد کلروفیل a نشان داد بیشترین میزان کلروفیل a (۱/۰۷ میلی‌گرم در گرم بافت برگ) در تیمار ۸۵ درصد ظرفیت زراعی (شاهد) و در ژنوتیپ KFS2 و کمترین (۰/۶۰ میلی‌گرم در گرم بافت برگ) میزان آن در تنش ۲۵ درصد ظرفیت زراعی و در ژنوتیپ KFS17 مشاهده شد (جدول ۴). همچنین نتایج نشان داد که حداکثر مقدار کلروفیل b و کلروفیل کل (به ترتیب ۰/۰۵۵ و ۱/۰۵۶ میلی‌گرم در گرم بافت برگی) در ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و حداقل مقدار (به ترتیب ۰/۴۱ و ۱/۱۷ میلی‌گرم در گرم بافت برگی) در تنش ۲۵ درصد ظرفیت مزرعه‌ای مشاهده شد. این در حالی بود که بیشترین نسبت کلروفیل a به b از تنش ۲۵ درصد ظرفیت مزرعه‌ای به دست آمد. در بین ژنوتیپ‌ها KFS6 بیشترین میزان کلروفیل b و کلروفیل کل و ژنوتیپ KFS2 بالاترین نسبت کلروفیل a به b را به خود اختصاص داد (جدول ۳). نتایج این پژوهش با یافته‌های درویشی‌بلوچی و همکاران (۱۳۸۹) و Mohsenzade (۲۰۰۶) و همکاران (۲۰۰۶) مطابقت دارد.

جدول ۲: نتایج تجزیه واریانس صفات اندازه‌گیری شده چند ژنوتیپ سورگوم تحت تنش کم‌آبی

منابع تغییرات	درجه آزادی	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	نسبت کلروفیل a به b	کارتنوئیدها	پایداری کلروفیل ^۱	شاخص سبزینگی	F _o	F _m	F _t	F _{v/Fm}	میانگین مربوط	
													عملکرد علوفه‌ای	
کم‌آبی	۳	۰/۰۳۴۵**	۰/۰۲۹۷۲**	۰/۰۳۴۵**	۰/۰۲۹۷۲**	۰/۰۳۴۵**	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۱۳**	۰/۰۱۳**
ژنوتیپ	۲	۰/۰۱۸۲*	۰/۰۱۱۳**	۰/۰۱۱۳**	۰/۰۱۱۳**	۰/۰۱۸۲*	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۲۳**	۰/۰۲۳**
کم‌آبی × ژنوتیپ	۶	۰/۰۰۸۲*	۰/۰۰۴۸ns	۰/۰۰۴۸ns	۰/۰۰۴۸ns	۰/۰۰۸۲*	۰/۰۰۱۶۷ns	۰/۰۰۱۶۷ns	۰/۰۰۱۶۷ns	۰/۰۰۱۶۷ns	۰/۰۰۱۶۷ns	۰/۰۰۱۶۷ns	۰/۰۰۰۷۲*	۰/۰۰۰۷۲*
خطا	۲۴	۰/۰۰۳۴	۰/۰۰۲۷	۰/۰۰۸۲	۰/۰۰۲۷	۰/۰۰۳۴	۰/۰۰۰۱۰	۰/۰۰۰۱۰	۰/۰۰۰۱۰	۰/۰۰۰۱۰	۰/۰۰۰۱۰	۰/۰۰۰۱۰	۰/۰۰۰۲۴	۰/۰۰۰۲۴
ضریب تغییرات	-	۶/۳۲	۶/۴۱	۱۰/۶۳	۱۲/۲۲	۳/۱۶۹	۴/۱۶	۱۲/۲	۱۱/۶۱	۱۲/۰۳	۴/۱۲	۰/۱۷/۰۳۱	۰/۰۱۷/۰۳۱	۰/۰۱۷/۰۳۱

۱، ۲، ۳: به ترتیب بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد می‌باشند.

۱- در این آزمایش پایداری کلروفیل به علت وارد نشدن تیمار شاهد (بدون تنش کم‌آبی) درجه آزادی آن با بقیه صفات متفاوت می‌باشد و درجه آزادی آن برای کم‌آبی = ۲، ژنوتیپ = ۴ و خطای = ۱۸ می‌باشد.

جدول ۳: نتایج مقایسه میانگین اثر اصلی صفات اندازه‌گیری شده چند ژنوتیپ سورگوم تحت تنش کم‌آبی

تیمار	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	نسبت کلروفیل a به b	پایداری کلروفیل	شاخص سبزینگی (گرم وزن خشک)	عملکرد علوفه‌ای	F _o	F _m	F _t	F _{v/Fm}	میانگین مربوط		
												تنش کم‌آبی		
درصد ۸۵	۱/۰۴±۰/۰۱	۰/۵۳±۰/۰۲	۱/۵۸±۰/۰۶	۱/۰۵±۰/۰۵	۱/۴۳۲±۰/۲۴	۱/۴۳۲±۰/۲۴	۱/۰۴±۰/۱۳	۳/۷/۶۲±۱/۵	۱/۰۴±۰/۱۳	۲۹/۰۳۹±۱/۸	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۷۹۲**		
درصد ۶۵	۰/۵۰±۰/۰۲	۰/۵۵±۰/۰۳	۰/۵۵±۰/۰۳	۱/۵۴±۰/۰۵	۱/۴۹۸±۰/۳۱	۱/۴۹۸±۰/۳۱	۰/۰۵±۰/۰۴	۳/۷/۶۱±۰/۴	۰/۰۵±۰/۰۴	۴۷/۱۷۶±۲/۱	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۱۱۴**		
درصد ۴۵	۰/۴۹±۰/۰۲	۰/۴۹±۰/۰۲	۰/۴۹±۰/۰۲	۱/۴۸±۰/۰۳	۱/۴۸±۰/۰۲	۱/۴۸±۰/۰۲	۰/۰۶±۰/۰۲	۲/۸/۶۱±۰/۷	۰/۰۶±۰/۰۲	۴۲/۱۵۲±۲/۲	۰/۰۱۷/۰۳۱	۰/۰۱۷/۰۳۱		
درصد ۲۵	۰/۴۱±۰/۰۲	۰/۴۱±۰/۰۲	۰/۴۱±۰/۰۲	۱/۱۷±۰/۰۳	۱/۱۷±۰/۰۴	۱/۱۷±۰/۰۴	۰/۰۴±۰/۰۲	۲/۴/۹۱±۰/۳	۰/۰۴±۰/۰۲	۴۰/۱۱۱±۱/۷	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۷۹۲**		
LSD(۰/۰۵)	۰/۰۵۷	۰/۰۵۰	۰/۰۵۰	۰/۰۸۷	۰/۰۸۷	۰/۰۸۷	۰/۰۴۱	۱/۴۳	۳/۲۶	۰/۱۵	۱۳/۶۸	۴/۷/۶۴	۰/۰۷۷	
ژنوتیپ	KFS2	KFS6	KFS17	LSD(۰/۰۵)										
۰/۶۴±۰/۰۴	۱/۳۷±۰/۰۵	۰/۴۵±۰/۰۴	۱/۴۵±۰/۰۵	۱/۴۵±۰/۰۵	۱/۴۷±۰/۰۵	۱/۴۷±۰/۰۵	۰/۷۸±۰/۰۴	۳/۷/۶۲±۱/۵	۰/۷۸±۰/۰۴	۴۴/۷۲۵±۲/۵	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۷۹۲**	۰/۰۶۴±۰/۰۴	
۰/۷۲±۰/۰۳	۱/۵۳±۰/۰۵	۰/۵۶±۰/۰۲	۱/۵۳±۰/۰۵	۱/۵۳±۰/۰۵	۱/۶۶۸±۰/۰۵	۱/۶۶۸±۰/۰۵	۰/۴۵±۰/۰۷	۳/۷/۶۱±۰/۴	۰/۴۵±۰/۰۷	۴۹/۹۴۴±۴/۱	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۱۱۴**	۰/۰۷۲±۰/۰۳	
۰/۷۷±۰/۰۳	۱/۳۶±۰/۰۴	۰/۴۷±۰/۰۲	۱/۴۷±۰/۰۴	۱/۴۷±۰/۰۴	۱/۶۵۰±۰/۰۴	۱/۶۵۰±۰/۰۴	۰/۵۵±۰/۰۸	۳/۷/۶۱±۰/۶	۰/۵۵±۰/۰۸	۳۹/۰۶۷±۲/۳	۰/۰۱۷/۰۳۱	۰/۰۱۷/۰۳۱	۰/۰۷۷±۰/۰۳	
LSD(۰/۰۵)	۰/۰۴۹	۰/۰۴۹	۰/۰۴۹	۰/۰۷۶	۰/۰۷۶	۰/۰۷۶	۰/۰۳۵	۱/۱/۸۵	۰/۱۲	۱/۱/۸۵	۴/۱/۲۶	۴/۷/۶۴	۴/۳/۹۷	۰/۰۴۵±۰/۰۵

بیشتر مطالعات نشان داده است که تحت شرایط تنفس خشکی کاهش میزان فتوسنتز با اختلال در واکنش‌های بیوشیمیایی همراه است، فتوسیستم II (PS_{II}) بسیار حساس به عوامل بازدارنده محیطی بوده و تنفس خشکی موجب خسارت به مرکز واکنش PS_{II} می‌شود (Oncel *et al.*, 2000). همچنین افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلаз طی تنفس کم‌آبی می‌تواند عامل کاهش میزان کلروفیل‌ها در طی تنفس باشد (Ranjan *et al.*, 2001).

جدول ۴: نتایج مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ در تنفس کم‌آبی برخی صفات اندازه‌گیری شده

عملکرد علوفه‌ای (گرم)	شاخص سبزینگی	شاخص پایداری کلروفیل	کارتنوئیدها (میلی گرم بر گرم)	کلروفیل a (میلی گرم بر گرم)	تیمارهای آزمایشی ژنوتیپ	تنفس کم‌آبی
۱/۴۴±۰/۱۵۰	۳۳/۲۹±۰/۶۶	-	۱۲/۳۴±۰/۳۲	۱/۰۳±۰/۰۰۹	KFS2	
۰/۷۲±۰/۲۱۵	۴۲/۹۹±۱/۲۵	-	۹/۱۰±۰/۱۸	۱/۰۵±۰/۰۱۸	KFS6	درصد ۸۵
۰/۹۶±۰/۰۶۰	۳۶/۵۸±۱/۰۷	-	۱۱/۷۰±۰/۳۵	۱/۰۳±۰/۰۰۶	KFS17	
۰/۶۴±۰/۰۱۱	۳۷/۰۷±۰/۷۶	۹۴/۲۵±۲/۱۰	۱۵/۰۵±۰/۳۱	۱/۰۳±۰/۰۱۲	KFS2	
۰/۴۵±۰/۰۳۹	۳۸/۴۳±۱/۱۰	۹۵/۱۷±۲/۵۵	۱۴/۳۷±۰/۳۱	۱/۰۲±۰/۰۳۵	KFS6	درصد ۶۵
۰/۵۶±۰/۰۱۰	۳۷/۳۴±۰/۴۳	۹۱/۱۵±۱/۱۸	۱۵/۰۵±۰/۲۹	۰/۹۴±۰/۰۳۸	KFS17	
۰/۴۹±۰/۰۳۰	۲۵/۹۷±۰/۷۶	۸۲/۸۳±۱/۱۰	۱۷/۹۸±۰/۰۱	۰/۸۹±۰/۰۱۲	KFS2	
۰/۳۹±۰/۰۸۰	۳۰/۲۸±۰/۵۶	۸۴/۹۱±۲/۵۵	۱۶/۴۶±۰/۲۸	۰/۹۳±۰/۰۲۳	KFS6	درصد ۴۵
۰/۴۵±۰/۰۵۳	۲۹/۷۳±۰/۵۶	۸۰/۷۲±۰/۷۱	۱۶/۵۹±۰/۳۰	۰/۹۴±۰/۰۲۷	KFS17	
۰/۳۲±۰/۰۲۱	۲۴/۲۵±۰/۷۴	۷۵/۲۲±۰/۲۳	۱۹/۶۸±۰/۲۸	۰/۷۴±۰/۰۲۹	KFS2	
۰/۲۳±۰/۰۲۹	۲۵/۸۵±۰/۴۵	۷۴/۸۱±۰/۱۶	۱۸/۰۸±۰/۴۲	۰/۸۷±۰/۰۴۷	KFS6	درصد ۲۵
۰/۲۱±۰/۰۴۲	۲۴/۲۷±۰/۵۸	۶۱/۱۷±۰/۳۷	۱۸/۷۳±۰/۱۵	۰/۶۰±۰/۰۷۰	KFS17	
۰/۲۶	۲/۴۹	۵/۶۴	۱/۳۸	۰/۰۹۸	-	LSD (۰/۰۵)

اثر اصلی کم‌آبی و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد بر پایداری کلروفیل معنی‌داری بود. همچنین برهمکنش کم‌آبی در ژنوتیپ نیز در سطح احتمال یک درصد بر این شاخص اثر معنی‌دار داشت (جدول ۲). مقایسه برهمکنش تیمارها نشان داد، تنفس موجب کاهش پایداری کلروفیل‌ها شد به‌طوری‌که بیشترین پایداری کلروفیل (۹۴ درصد) در ژنوتیپ KFS2 و در ۶۵ درصد ظرفیت زراعی و حداقل این شاخص در ژنوتیپ KFS17 و در تنفس شدید به‌دست آمد (جدول ۴). این نتایج با یافته‌های Kadioglu و Terzi (۲۰۰۶) مطابقت دارد. تنفس کم‌آبی با افزایش رادیکال‌های آزاد و همچنین افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز موجب کاهش میزان کلروفیل و پایداری آن‌ها در طی تنفس شد.

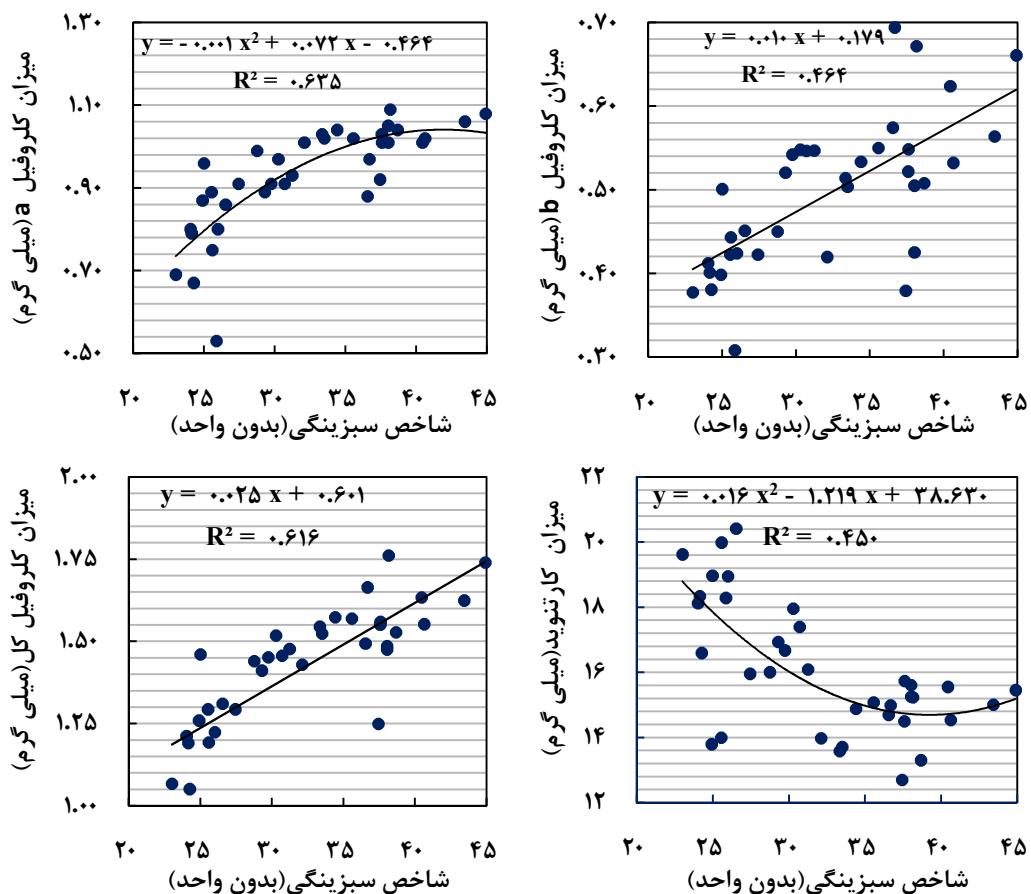
اثر کم‌آبی بر تغییرات میزان کارتنوئیدها در ژنوتیپ‌های سورگوم در سطح احتمال یک درصد یکسان نبود (جدول ۲). مقایسه میانگین برهمکنش نشان داد که با افزایش شدت کم‌آبی میزان کارتنوئیدها افزایش یافت، به‌طوری‌که حداقل مقدار کارتنوئیدها (۱۹/۶۸ میلی گرم در گرم) در ژنوتیپ KFS2 و در تنفس شدید ۲۵ درصد ظرفیت زراعی و حداقل مقدار کارتنوئیدها (۹/۱۰ میلی گرم در گرم) در سطح شاهد (بدون تنفس) و در ژنوتیپ KFS6 به‌دست آمد. میزان کارتنوئیدها در تنفس ۲۵ درصد ظرفیت زراعی در ژنوتیپ‌های KFS2 و KFS17 نسبت به شاهد ۳۷ درصد افزایش داشت (جدول ۳). کارتنوئیدها می‌توانند سیستم دریافت نور دستگاه فتوسنتزی را از گزند مولکول‌های اکسیژن رادیکال حفاظت نمایند. آن‌ها همچنین می‌توانند مستقیماً اکسیژن یکتایی را خاموش و غیرفعال کنند و یا به‌وسیله اکسیژن یکتایی اکسید شوند. بنابراین

کارتنوئیدها به طور غیرمستقیم تولید گونه‌های اکسیژن را کاهش می‌دهند. همچنین کارتنوئیدها از طریق سازوکاری که چرخه زانتوفیل نامیده می‌شود باعث مصرف NADPH و حفاظت از کلروفیل در مقابل فتواسیداسیون می‌شوند (Kyro, 2006؛ بنابراین افزایش آن در طی تنش می‌تواند راه کاری برای مقاومت به تنش باشد.

تنش کم‌آبی بر میزان محتوای کلروفیل برگ در ژنوتیپ‌های مختلف سورگوم اثر گذاشت ($\alpha=1\%$). از نتایج مقایسه میانگین‌های برهمنکنش چنین استنباط می‌شود که عدد کلروفیل‌متر ژنوتیپ KFS2 در تیمار ۸۵ درصد ظرفیت مزرعه‌ای بیش‌تر از سه تیمار دیگر آبیاری بود، به‌طوری‌که بیش‌ترین میزان سبزینگی در سطح شاهد و کمترین میزان این شاخص در ژنوتیپ KFS6 و در تنش شدید (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) بهدست آمد. در واقع محتوای کلروفیل برگ و پایداری غشای سیتوپلاسمی به افزایش سطوح تنش خشکی واکنش نشان داد، به‌طوری‌که کمترین مقدار کلروفیل و بیش‌ترین نشت یونی مربوط به تیمار تنش شدید بود. پژوهشگران دیگر نیز به کاهش میزان سبزینگی در شرایط تنش خشکی اشاره کرده‌اند (Paknejad *et al.*, 2007). شاخص سبزینگی تخمینی از غلظت کلروفیل را نشان می‌دهد. شکل ۱ نشان داد تغییرات شاخص سبزینگی با میزان کلروفیل b و کلروفیل کل از نوع خطی و با میزان کلروفیل a و کارتنوئیدها از نوع درجه دوم بود. با توجه به نتایج مشاهده شد شاخص سبزینگی بالاترین سهم را در پیش‌بینی میزان کلروفیل a دارد و تغییرات آن از نوع خطی است. طبق معادله رگرسیون رسیدن شاخص سبزینگی به ۴۵ واحد موجب رسیدن میزان کلروفیل a به ۰،۹۸، کلروفیل b به ۰،۶۲۰، کلروفیل کل به ۱/۷۴ و کارتنوئیدها به ۱۵/۱۴ میلی‌گرم بر لیتر می‌شود (شکل ۱). محتوای کلروفیل برگ یکی از عوامل کلیدی در تعیین فتوسنتر و تولید ماده خشک می‌باشد (Ghosh *et al.*, 2004).

در شرایط تنش کم‌آبی فاکتورهای لازم برای سنتز کلروفیل کاهش و تخرب آن افزایش می‌یابد؛ به عبارت دیگر، در شرایط تنش کم‌آبی، گیاه با بسته نگاه داشتن روزنها در طی روز، سعی در حفظ محتوای آب نسبی خود دارد، در این زمان انتقال الکترون در فتوسیستم II مختل شده و الکترون اضافی ناشی از فتوالیز آب، باعث تولید اکسیژن فعال و خسارت به غشای سلولی از طریق پراکسیداسیون چربی‌ها، پروتئین‌ها و کاهش محتوای کلروفیل گیاه می‌گردد. یکی از مهم‌ترین دلایل کاهش کلروفیل‌ها تخرب آن‌ها به‌وسیله گونه‌های اکسیژن فعال (از جمله پراکسیدهیدروژن) می‌باشد، بنابراین بیوسنتر کلروفیل با محدودیت مواجه می‌شود (Bybordi *et al.*, 2010؛ Navari-Izzo *et al.*, 1990). کاهش قرائت شاخص سبزینگی (SPAD) و کاهش سبز بودن گیاه می‌تواند در نتیجه تخرب کلروفیل به‌واسطه محدودیت شدید آبی باشد. نتایج نشان داد، شاخص سبزینگی بیش‌ترین سهم را در میزان کلروفیل a داشت، بنابراین می‌توان گفت در تنش‌های شدید افزایش تخرب کلروفیل به‌ویژه کلروفیل a منجر به کاهش شاخص کلروفیل شد. محتوای کلروفیل برگ‌ها نیز یکی از عوامل کلیدی در تعیین سرعت فتوسنتر و تولید ماده خشک می‌باشد، به‌طوری‌که از غلظت کلروفیل برگ به عنوان یک شاخص برای ارزیابی قدرت منبع یاد می‌شود و بنابراین کاهش مقدار آن در شرایط تنش کم‌آبی می‌تواند به عنوان یک عامل

محدودکننده غیرروزنہای در کاهش کارایی سطح برگ به حساب آید (Ghosh *et al.*, 2004). طبق نظر Lindquist و همکاران (۲۰۰۵)، گیاهانی که شاخص کلروفیل بالاتری دارند پایداری بیشتری داشته و مدت زمان استفاده از تشعشع و فتوسنتز در آنها افزایش می‌یابد. با توجه به بالا بودن میزان کلروفیل‌ها و شاخص سبزینگی در ژنوتیپ KFS6، در مقایسه با دو ژنوتیپ دیگر این ژنوتیپ از منبع قوی برخورد می‌باشد و عامل دیگری در کاهش عملکرد آن نقش دارد.



شکل ۱: مدل‌های رگرسیونی پیش‌بینی میزان رنگریزه‌های فتوسنتزی در طی شاخص سبزینگی

نتایج جدول ۲ نشان داد اثر اصلی تنفس کم‌آبی و ژنوتیپ بر روی فلورسانس اولیه (F_0) در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد. مقایسه میانگین‌ها نشان داد که بیشترین فعالیت F_0 در تنفس شدید و کمترین میزان آن در سطح شاهد مشاهده شد. بالاترین فلورسانس اولیه از ژنوتیپ KFS2 و KFS6 مشاهده شد که هر دو در یک گروه مشترک قرار گرفتند. تنفس کم‌آبی و ژنوتیپ بر فلورسانس حداقل (F_m) نیز در سطح احتمال یک درصد اثر گذاشت (جدول ۲). با افزایش شدت تنفس، از مقدار فلورسانس بیشینه کاسته شد، به طوری که بیشترین میزان F_m در سطح شاهد و کمترین آن (۳۰۶/۴۲) در تنفس شدید (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) مشاهده شد. همچنان بیشترین میزان F_m در ژنوتیپ‌های KFS17 و KFS6 به دست آمد (جدول ۳). اثر اصلی کم‌آبی و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد بر ظرفیت

فتوشیمیایی فتوسیستم II (عملکرد کوانتموی یا F_v/F_m) اثر معنی‌داری داشت (جدول ۲). عملکرد کوانتموی با افزایش شدت تنش خشکی روند کاهشی نشان داد، به‌طوری‌که مقدار F_v/F_m در تیمار ۲۵ درصد ظرفیت زراعی کمترین مقدار را به خود اختصاص داد و نسبت به شاهد به میزان ۲۵ درصد کاهش یافت. بیشترین میزان این شاخص (۰/۸۶) از ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و کمترین میزان آن (۰/۶۴) از تنش شدید کم‌آبی حاصل شد (جدول ۳). عملکرد کوانتموی در سطح ژنوتیپ‌ها، نیز معنی‌دار بود، به‌طوری‌که بیشترین عملکرد کوانتموی در ژنوتیپ‌های KFS6 و KFS17 مشاهده شد (جدول ۳).

مقدار F_v/F_m نشان‌دهنده ظرفیت انتقال الکترون PSII است، بنابراین کاهش ۲۵ درصدی نسبت F_v/F_m نشانه کاهش میزان حفاظت نوری بوده و همچنین دلیلی است بر این‌که تنش خشکی بر کارایی فتوسنترزی اثر معنی‌داری داشته است. با توجه به نتایج به‌دست آمده می‌توان چنین استنباط نمود که کاهش F_v/F_m عمده‌اً به خاطر وقوع آشفتگی در کلروپلاست بوده و کاهش عدد کلروفیل‌متر نیز این موضوع را تأیید می‌کند، زیرا فلورسانس کلروفیل به‌طور مستقیم به فعالیت کلروفیل در واکنش فتوسیستم‌ها ارتباط داشته و می‌توان از آن به‌عنوان معیاری برای اندازه‌گیری کارایی فتوسیستم نام برد. استفاده از فلورسانس کلروفیل می‌تواند به‌عنوان یک روش کاربردی مؤثر برای ارزیابی سرعت فتوسنترز برگ باشد (Earl and Davis., 2003; Garty *et al.*, 2001) افزایش فلورسانس اولیه می‌تواند نشان‌دهنده تخریب مرکز واکنش PSII، دگرگونی ساختار و تغییر در رنگدانه‌های فتوسیستم II، در شرایط تنش خشکی باشد. فلورسانس اولیه (F_0) توسط تنش‌های محیطی دچار تغییر می‌شود و تنش خشکی به تنها‌ی نمی‌تواند تغییرات معنی‌داری در F_0 ایجاد کند، معمولاً تنش گرمایی به تنها‌ی و یا در ترکیب با تنش خشکی است که موجب انهدام و یا تخریب مرکز واکنشی فتوسیستم II می‌شود (Havaux and Niyogi, 1999). فتوسیستم II بسیار حساس به عوامل بازدارنده محیطی بوده و تنش کم‌آبی باعث خسارت به این مرکز می‌شود (Makhdum *et al.*, 2002). در حقیقت میزان فلورسانس کلروفیل، سالم بودن غشای تیلاکوئید و کارایی نسبی انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I را نشان می‌دهد. هنگامی که مولکول‌های کوئینون (اولین کوئینون گیرنده الکترون فتوسیستم II) در وضعیت کاملاً اکسید شده هستند، سیستم دارای کمترین فلورسانس (F_0) است که به‌تدريج با افزایش وضعیت احیایی این مولکول‌ها، فلورسانس افزایش می‌يابد. اين روند تا احیای كامل مولکول‌های آن ادامه پیدا می‌کند. در چنین حالتی مرکز فتوسیستم در حالت احیای كامل بوده و دارای بیشترین فلورسانس (F_m) است. به نظر می‌رسد کاهش در فلورسانس حداکثر (F_m) در شرایط تنش خشکی، نشان‌دهنده اکسیداسیون کم‌تر Q_a تحت شرایط تنش خشکی است که موجب کاهش واکنش‌های فتوشیمیایی در سطوح تنش خشکی شده است. نتایج آزمایش‌های Mohammadian و همکاران (۲۰۰۳) نیز نشان داد که فلورسانس حداکثر (F_m) تحت شرایط تنش

کم‌آبی در چند قند کاهش یافت. اصولاً مقدار فلورسانس کلروفیل در زمانی که Q_a در حالت احیاء باشد، زیاد است و به این دلیل مقدار فلورسانس متغیر (F_v)، نیز در این حالت زیاد می‌شود؛ اما هنگامی که Q_a در حالت اکسید باشد مقدار فلورسانس کلروفیل کم خواهد بود. در واقع، تنش خشکی با اثر منفی که بر تشییت 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 فتوسنتری با یک روش تنظیمی، برای کاهش انرژی القاء شده تحریکی، انرژی مازاد را به طریق افزایش خاموشی غیرفتوصیمیابی، به صورت فرآیند غیرتشعشعی از دست می‌دهد. با این سازوکار تنظیمی، ضمن حفاظت از مرکز واکنش، موجب می‌گردد که حداقل صدمه به این مرکز وارد شود (Bhardwaj and Signal, 1981).

نتایج معادلات رگرسیونی نیز نشان داد در بین شاخص‌های فلورسانس، فلورسانس حداکثر (F_m) بیشترین سهم را در پیش‌بینی میزان کلروفیل a ($R^2=0.583$)، نسبت کلروفیل‌ها ($R^2=0.674$) و پایداری کلروفیل ($R^2=0.421$) را به خود اختصاص داد و تغییرات آن با میزان کلروفیل a ، نسبت کلروفیل‌ها از نوع درجه دوم و با پایداری کلروفیل‌ها از نوع خطی است. این در حالی است که اختلاف بین فلورسانس‌ها (F_v) بیشترین سهم را در پیش‌بینی میزان کلروفیل b ($R^2=0.337$) و کلروفیل کل ($R^2=0.438$) نشان داد و تغییرات آن‌ها با یک دیگر به صورت خطی بود (جدول ۵). افزایش تنش موجب کاهش یافتن مقدار F_v/F_m شده که نشانه کاهش میزان حفاظت نوری و تقلیل کارایی فتوسنتری است؛ بنابراین گیاه با افزایش میزان کارتوئیدها برای افزایش محافظت نوری استفاده می‌کنند. نتایج نشان داد مقدار F_v/F_m بیشترین سهم را در پیش‌بینی میزان کارتوئیدها ($R^2=0.575$) دارد به طوری که تغییرات آن با میزان کارتوئیدها به صورت خطی بود (جدول ۴). مقدار F_v/F_m نشان‌دهنده ظرفیت انتقال الکترون از فتوسیستم II است؛ کاهش کارایی فتوسیستم II در زمانی که برگ‌ها به طور ناگهانی در معرض نور شدید قرار گیرند و به مرکز فتوسیستم II صدمه می‌زنند و یا وقتی که در معرض محدودیت آبی قرار گیرد اتفاق می‌افتد. در این حالت این کاهش مربوط به افزایش شدید انرژی برانگیختگی غیرتشعشعی است که منجر به آزادسازی انرژی به صورت حرارتی می‌شود. (Paknejad et al., 2007).

عملکرد علوفه در طی اثر اصلی کم‌آبی و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد تغییر معنی‌دار پیدا کرد. هم‌چنین برهمکنش کم‌آبی در ژنوتیپ در سطح احتمال پنج درصد بر میزان علوفه سورگوم معنی‌دار شد (جدول ۲). مقایسه میانگین‌ها برهمکنش نشان داد که تنش کم‌آبی موجب کاهش عملکرد علوفه‌ای سورگوم شد. به طوری که تنش ۴۵ درصد ظرفیت زراعی موجب کاهش ۶۵، ۴۵ و ۵۳ درصد عملکرد به ترتیب در ژنوتیپ‌های KFS2، KFS6 و KFS17 شد و با تشدید تنش به ۲۵ درصد ظرفیت زراعی تغییرات به ۷۷، ۶۸ و ۷۸ درصد افزایش یافت؛ بنابراین مشاهده می‌شود که تنش

بر میزان عملکرد ژنوتیپ‌های KFS2 و KFS17 اثر گذاشته است ولی با این وجود این ژنوتیپ‌ها عملکرد بالاتری نشان دادند به طوری که در تنش ۲۵ درصد ظرفیت زراعی بیشترین عملکرد از ژنوتیپ 2 KFS با عملکرد ۰/۳۲ گرم در بوته به دست آمد (جدول ۵). این نتایج با یافته‌های کهن‌مو و مظاہری (۱۳۸۲) مطابقت دارد. تقلیل عملکرد را می‌توان به علت کاهش سطح برگ، ریزش برگ‌ها، کاهش وزن و ارتفاع ساقه در بوته و کاهش تعداد پنجه در اثر تنش دانست. اعمال هرگونه تنش در تولید علوفه سبب کاهش کیفیت برخی از صفات زراعی علوفه می‌شود. Martens (۲۰۰۷) علت کاهش علوفه یونجه را در تنش‌های کم‌آبی، مربوط به کاهش تعداد و ارتفاع ساقه و همچنین کاهش میزان فتوستنتز در اثر بسته شدن روزنه‌ها می‌داند.

جدول ۵: مدل‌های رگرسیونی پیش‌بینی شاخص‌های فتوستنتزی در طی عوامل فلورسانس آن‌ها

X	صفات و ایسته	ژنوتیپ	همیستگی	ضرایب رگرسیونی معادله				مدل
				b ₀	b ₁	b ₂	b ₃	
کلروفیل	F ₀	۰/۲۰۷	۱/۱۹۶	-۰/۰۰۲۲۹ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _t	۰/۴۹۷	۱/۳۰۲	-۰/۰۰۹۴ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _m	۰/۵۸۳	۰/۲۶۱	۰/۰۰۲۲۶	-۲×۱۰ ^{-۵} ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ²
	F _{v/F_m}	۰/۵۰۰	۰/۴۳۷	۰/۶۹۳ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
کلروفیل	F ₀	۰/۰۴۱	۰/۵۷۹	-۰/۰۰۰۷۲ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _t	۰/۳۳۷	۰/۷۱۲	-۰/۰۰۰۵۴ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _m	۰/۳۰۱	۰/۳۲۰	۰/۰۰۰۳۸ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _{v/F_m}	۰/۲۱۹	۰/۲۶۴	۰/۱۲۵ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
کلروفیل کل	F ₀	۰/۱۳۹	۱/۷۶۷	۰/۰۰۲۹۷ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _t	۰/۴۹۸	۲/۰۱۳	-۰/۰۰۱۴۹ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _m	۰/۴۸۹	۰/۹۱۹	۰/۰۰۱۱۱ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _{v/F_m}	۰/۴۲۴	۰/۷۰۲	۱/۰۱۲ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
نسبت a به b	F ₀	۰/۲۱۹	۰/۸۴۸	۰/۰۰۰۹۴ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _t	۰/۵۶۹	۲/۴۱۵	-۰/۰۰۰۶۷۶	۱۳×۱۰ ^{-۶} ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ²
	F _m	۰/۸۷۴	۵/۴۳۵	-۰/۰۱۲۷۲	۱۰×۱۰ ^{-۶} ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ²
	F _{v/F_m}	۰/۶۰۵	۴/۱۲۳	-۳/۰۶۳ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
کارتونیدها	F ₀	۰/۳۲۵	۱۰/۷۱	۰/۰۴۵۷ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _t	۰/۳۳۲	۱۱/۱۹	۰/۰۱۲۲۳ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _m	۰/۵۷۳	۲۹/۳۶	-۰/۰۴۹۵۴	۴۱×۱۰ ^{-۶} ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ²
	F _{v/F_m}	۰/۵۷۵	۲۴/۳۶	-۱/۱۷۳ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
پایداری کلروفیل	F ₀	۰/۰۸۵	۱۱۲/۱	-۰/۲۱۳۹ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _t	۰/۲۶۹	۱۲۳/۰	-۰/۰۱۰۶۰ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _m	۰/۴۲۱	۴۷/۰۶	۰/۰۹۵۱۳ ns ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	F _{v/F_m}	۰/۳۵۶	۶۲۰/۴	-۲۸۵۳	۴۷۳۷	-۲۴۹۰	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ² +b ₃ X ³	

نتایج جدول ۵ نشان می‌دهد که نسبت کلروفیل a به b و پایداری کلروفیل‌ها، بالاترین سهم در پیش‌بینی میزان عملکرد را دارند، به طوری که ژنوتیپ KFS2 به عنوان ژنوتیپ متحمل و داشتن بالاترین عملکرد علوفه‌ای بالاترین سهم در پیش‌بینی عملکرد علوفه‌ای از نسبت کلروفیل a به b (R²=۰/۹۵۴) و پایداری کلروفیل‌ها (R²=۰/۶۷۵) نشان داد. تغییرات نسبت کلروفیل a به b با عملکرد علوفه‌ای به صورت معادله درجه سوم و تغییرات عملکرد علوفه‌ای و پایداری کلروفیل‌ها به صورت خطی بود؛ بنابراین افزایش پایداری کلروفیل‌ها سبب افزایش عملکرد به صورت خطی می‌شود این در حالی است

که افزایش نسبت کلروفیل a به b ابتدا موجب افزایش عملکرد می‌شود بعد از رسیدن به یک محدوده‌ای سبب کاهش عملکرد می‌شود ولی با رسیدن نسبت کلروفیل a به b به بیشترین مقدار خود عملکرد علوفه‌ای مجددًا افزایش پیدا کرد (جدول ۶). ریزش برگ‌ها از جمله عوامل کاهش‌دهنده وزن خشک محسوب می‌شود که این امر می‌تواند به علت تحریک فعالیت آنزیم‌های دیواره‌ای از قبیل سلولاز و پلی‌گالاكتوروناز به هنگام کاهش محتوای آب نسبی باشد (Karamanos, 1978).

جدول ۶: مدل‌های رگرسیونی پیش‌بینی عملکرد علوفه‌ای در طی شاخص‌های فتوسنترزی

X صفات وابسته	زنوتیپ	همبستگی	ضرایب رگرسیونی معادله				مدل
			b ₀	b ₁	b ₂	b ₃	
کلروفیل a	KFS2	+۰/۴۴۵	-۱/۵۹۴	۲/۵۱۵ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS6	+۰/۴۱۲	-۱/۳۱۴	۱/۸۱۹ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	+۰/۵۸۶	-۰/۷۰۰	۱/۳۹۷ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
کلروفیل b	KFS2	+۰/۱۸۹	-۰/۷۶۴	۳/۲۷۱ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS6	+۰/۳۷۵	-۰/۵۵۵۹	۱/۷۹۱ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	+۰/۳۲۹	-۰/۳۹۷	۲/۰۱۳ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
کلروفیل کل	KFS2	+۰/۴۱۶	-۱/۶۵۰	۱/۷۲۲ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS6	+۰/۴۴۳	-۱/۱۰۹	۱/۰۱۸ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	+۰/۵۴۳	-۰/۷۳۴	۰/۹۴۴ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
نسبت a به b	KFS2	+۰/۹۵۴	-۶/۸۱۹	۱۷/۷۴	-۱۱/۰۴	۱/۹۷۸	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ² +b ₃ X ³
	KFS6	+۰/۲۷۴	+۰/۹۲۹	-۰/۲۶۱ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	+۰/۷۶۳	-۵/۳۲۸	-۴/۱۶۸	+۰/۸۳۱ ns	Y = b ₀ +b ₁ X+b ₂ X ²
کارتنتوئیدها	KFS2	+۰/۳۶۱	۲/۷۲۱	-۰/۱۲۵ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS6	+۰/۳۲۸	۱/۶۹۳	-۰/۰۷۴۵ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	+۰/۵۶۹	۲/۳۵۲	-۰/۱۱۵ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
پایداری کلروفیل	KFS2	+۰/۶۷۵	-۰/۵۷۲	+۰/۰۱۲۲ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS6	+۰/۳۰۳	-۰/۳۵۹	+۰/۰۰۷۹ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X
	KFS17	+۰/۴۵۶	-۰/۳۶۴	+۰/۰۰۹۸ ns ns	Y = b ₀ +b ₁ X

کاهش برگ‌ها در طی تنش می‌تواند موجب کاهش سایه‌اندازه‌ی برگ‌ها بر یکدیگر و افزایش تابش رسیده به برگ‌ها و افزایش میزان فلورسانس کلروفیل‌ها و کاهش میزان کلروفیل‌ها به‌ویژه کلروفیل a شده و بر نسبت و پایداری کلروفیل‌ها اثر معنی‌دار می‌گذارد. همچنین تنش از طریق افزایش رادیکال‌های آزاد می‌تواند بر میزان فلورسانس و عملکرد کلروفیل‌ها اثر گذاشته و موجب کاهش فعالیت‌های فتوسنترزی و کاهش عملکرد می‌شود. با توجه به نتایج مشاهده شد که زنوتیپ KFS6 از نظر شاخص‌های فتوسنترزی و قدرت منبع دارای ضعف نمی‌باشد و عملکرد پایین آن می‌تواند به علت پایین بودن مخزن و یا راندمان پایین انتقال مواد فتوسنترزی باشد که موجب شده است این زنوتیپ به عنوان زنوتیپ حساس به تنش شناخته شود. در واقع می‌توان گفت زنوتیپ KFS2 با انتقال بهتر مواد فتوسنترزی به اندام‌های ذخیره‌ای و تولید شاخ و برگ‌های بیش‌تر و همچنین حفظ و نگهداری از شاخ و برگ‌های تولیدی در طی تنش از طریق میزان بالای کارتنتوئیدها و همچنین فعالیت بالای متابولیت‌های سازگاری توانسته عملکرد بالایی تولید کند. این در حالی است که زنوتیپ KFS6 اگرچه میزان

فتوسنترز خوبی داشته است ولی قادر به تولید عملکرد بالا نشده است.

نتیجه‌گیری

با توجه به نتایج مشاهده شد که تنش کم‌آبی موجب کاهش میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، پایداری کلروفیل و F_v/F_m و عملکرد علوفه‌ای و سبب افزایش میزان کارتنوئیدها، نسبت کلروفیل a به b، پایداری کلروفیل و F_t شد. همچنین در بین ژنوتیپ‌ها KFS6 بالاترین میزان کلروفیل‌ها و F_m ، F_t ، F_0 و F_v/F_m را به خود اختصاص داد. ولی با این وجود کمترین عملکرد را در بین ژنوتیپ‌ها نشان داد؛ بنابراین می‌توان استنباط نمود که عوامل دیگری نیز بر میزان عملکرد در شرایط تنش نقش دارند. در بین شاخص‌های فتوسنترزی نسبت کلروفیل و پایداری کلروفیل‌ها بالاترین سهم را در پیش‌بینی عملکرد علوفه‌ای سورگوم نشان داد.

منابع

- درویشی‌بلوچی، م.، پاکنژاد، ف.، کاشانی، ع. و اردکانی، م.ر. ۱۳۸۹. بررسی تأثیر تنش خشکی و تغذیه برگی برخی از عناصر کم‌صرف بر پارامترهای فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل، محتوای آب نسبی، پایداری غشاء و عملکرد دانه ذرت (SC ۷۰۴). مجله علوم گیاهان زراعی ایران. ۳: ۵۴۳-۵۳۱.
- عشقی‌زاده، ح.ر. و احسان‌زاده، پ. ۱۳۸۸. عملکرد هیبریدهای ذرت تحت متفاوت رژیم آبیاری: فلورسانس کلروفیل، رشد و عملکرد دانه. مجله علوم کشاورزی ایران. ۳۲: ۸۷-۶۰.
- کهن‌مو، م.ا. و مظاہری، د. ۱۳۸۲. اثر فواصل آبیاری و نحوه تقسیط کود ازت بر برخی صفات کمی و کیفی سورگوم علوفه‌ای. مجله علوم زراعی ایران. ۵: ۸۴-۷۵.
- موسوی، س.غ.ر.، میرهادی، م.ج.، سیادت، س.ع.، نورمحمدی، ق. و درویش، ف. ۱۳۸۸. تأثیر تنش کم‌آبی و کود نیتروژن بر عملکرد و راندمان مصرف آب سورگوم و ارزن علوفه‌ای. مجله دانش نوین کشاورزی دانشگاه آزاد میانه. ۱۵: ۱۱۴-۱۰۱.

Anon, A.N. 1967. Method of extraction of chlorophyll in the plants. Agronomy Journal 23: 112- 121.

Arnon, D.I 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenol oxidase in *Beta Vulgaris*. Plant Physiology 24:1-15.

Bhardwaj, R. and Signal, G. 1981. Effect of water stress on photochemical activity of chloroplasts during greening etiolated barley seedlings. Plant Cell Physiology 22: 155-162.

Bybordi, A., Tabatabaei, S.J. and Ahmadv, A. 2010. Effect of salinity on fatty acid composition of Canola (*Brassica napus* L). Journal Food. Agriculture .Environment 8: 113-115.

- Earl, H.J. and Davis, R.F.** 2003. Effect of drought stress on leaf canopy radiation use efficiency and yield of maize. *Agronomy Journal* 95: 688- 696.
- Fracheboud, Y.** 2006. Using chlorophyll fluorescence to study photosynthesis. Institute of Plant Science ETH, Universitatstrass, CH- 8092 Zurich.
- Fukai, S. and Cooper, M.** 1995. Development of drought resistance cultivar using, Physiomorphological traits in rice. *Field Crop Research* 40: 67-84.
- Garty, J., Tamir, O., Hasid, I., Eschel, A., Cohen, Y., Kamieli, A. and Orlovsky, L.** 2001. Photosynthesis, chlorophyll integrity, and spectral reflectance in lichens exposed to air pollution. *Journal Environment Quality* 30: 884-893.
- Ghosh, P.K., Ajay, K.K., Bandyopadhyay, M.C. Manna, K.G., Mandal, A.K. and Hati, K.M., 2004.** Comparative effectiveness of cattle manure, poultry manure, phosphocompost and fertilizer-NPK on three cropping system in vertisols of semi-arid tropics. Dry matter yield, nodulation, chlorophyll content and enzyme activity. *Bioresour Technology*. 95: 85- 93.
- Gusegnova, I.M., Suleymanov, S.Y. and Aliyev, J.A.** 2006. Protein composition and native state of pigments of thylakoid membrane of Wheat genotypes differently tolerant to water stress. *Biochemistry* 71: 223- 228.
- Havaux, M. and Niyogi, K.K.** 1999. The violoxanthin cycle protects plants from photo oxidative damage by more than one mechanism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 8762- 8767.
- Karamanos, A.J.** 1978. Water stress and leaf growth of field beans (*Vicia faba* L.) in the field: leaf number and total leaf area. *Annals of Botany* 42: 1393- 1402.
- Koyro, H.W.** 2006. Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). *Environmental and Experimental Botany* 56: 136-149.
- Lindquist, J.L., Arkebauer, J.T., Walters, T.D., Cassman, G.K., and Dobermann, A.** 2005. Maize radiation use efficiency under optimal growth conditions. *Agronomy Journal* 97: 72-78
- Majumdar, S., Ghosh, S., Glick, B.R. and Dumb, E.B., 1991.** Activities of chlorophyllase, phosphoenolpyruvate carboxylase and ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase in the primary leaves of soybean drying denescence and drought. *Physiology Planetarium* 81: 473- 480.
- Makhdum, M.I., Malik, M.N.A., Din, S.U., Ahmad, F. and Chaudhry, F.I.** 2002. Physiological response of cotton to methanol foliar application. *Journal Research Science*. 13: 37-43.
- Martens, D.** 2007. Management of drought stressed alfalfa, available at <http://www.Co>.
- Mohammadian, R., Rahimian, H., Moghaddam, M. and Sadeghian, S.Y.** 2003. Effect of

early drought stress on sugar beets chlorophyll fluorescence. *Pakistan Journal Biology Science* 6: 1763-1769.

Mohsenzade, S., Malboobi, M.A., Razavi, K. and Farrahi Aschtiani, S. 2006. Physiological and molecular responses of *Aeluropus lagopoides (poaceas)* to water deficit. *Environmental and Experimental Botany* 56:374-322.

Navari-Izzo, F., Quartacci, M.F. and Izzo, R. 1990. Water –stress induced changes in protein and free amino acids in field grown maize and sun flower. *Plant Physiology and Biochemistry* 28:531-537.

Oncel, I., Keles, Y. and Ustun, A.S. 2000. Interactive of temperature and heavy metal stress on the growth and some biological compounds in wheat seedling. *Environmental Pollution* 107: 15-320.

Paknejad, F., Nasri, M., Tohidi Moghadam, H.R., Zahedi, H. and Jami Alahmad, M. 2007. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *Journal Biological Sciences* 7: 841- 847.

Premachandra, G.S., Saneoka, H., Fujita, K. and Ogata, S. 1992. Seasonal changes in leaf water relations and cell membrane stability in Orchard grass. *Journal Agriculture Science* 121: 169-175.

Ranjan, R., Bohra, S.P. and Jeel, A.M. 2001. Book of plant senescence. Jodhpur, Agro bios New York. PP. 18- 42.

Sairam, R.K., Deshmukh, P.S. and Saxna, D.C. 1998. Role of antioxidant systems' in Wheat genotype tolerance to water stress. *Plant Biology* 41: 387- 394.

Sairam, R.K., Desmuk, P.S. and Shukla, DS. 1997. Tolerance of drought and temperature stress in relation to increase antioxidant enzyme activity in wheat. *Journal Agronomy Crop Science* 178:171-178.

Sajjadinia, A., Ershadi, A., Hokmabadi, H., Khayyat, M. and Gholami, M. 2010. Gas exchange activities and relative water content at different fruit growth and developmental stages of on and off cultivated pistachio trees. *American Journal Agriculture Economy* 1:1- 6.

Singh, B.R. and Singh, D.P. 1995. Agronomic and physiological responses of sorghum, maize and pearl millet to irrigation. *Field Crops Research* 42: 57- 67.

Smith, C.W. and Fredriksen, RA. 2000. Sorghum: Origin, History, Technology and Production. John Wiley & sons, Inc.

Terzi, R. and Kadioglu, A. 2006. Drought stress tolerance and the antioxidant enzyme system in Ctenanthe. *Acta Biologica Cracoviensis Series Botanica* 48: 89- 96.

Thakur, M., Sharma, A.D. 2005. Salt Stress and Phytohormone (ABA) Induced changes in germination, sugars and enzymes of carbohydrate metabolism in *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds. *Journal Agriculture Social Science* 1: 89- 93.