تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد سیزدهم، شماره اول، بهار ۱۳۹۹
۸۵-۹۶
http://dx.doi.org/10.22077/escs.2019.1815.1422

مقاله پژوهشی

اثر تنش کم‌آبی بر شاخص‌های فتوسنتزی سه رقم نخود زراعی (*Cicer arietinum* L.)

محمد علیزاده[۱]، نظام آرمند[۲*]، مجید رستمی بروجنی[۳]، سعیدرضا حسین‌زاده[۴]
۱. دانشجوی کارشناسی ارشد فیزیولوژی گیاهی، گروه زیست‌شناسی، دانشگاه ملایر
۲. استادیار گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه صنعتی خاتم‌الانبیاء بهبهان
۳. استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ملایر
۴. مدرس گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه صنعتی خاتم‌الانبیاء بهبهان

تاریخ دریافت: ۹۷/۰۵/۳۱؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۰۷/۲۸

چکیده

اسیمیلاسیون خالص CO_2 از طریق فرآیند فتوسنتز، اولین مرحله تولید زیست‌توده است. به‌منظور بررسی اثرات تنش کمبود آب بر شاخص‌های فتوسنتزی ۳ رقم زراعی نخود در مراحل گیاهچه‌ای، گلدهی و غلاف‌دهی پژوهشی در سال ۱۳۹۴ به اجرا درآمد. آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در شرایط کنترل‌شده بود. دو فاکتور مورد آزمایش در این مطالعه شامل ارقام نخود زراعی (عادل، آزاد و کرج) و تنش آبی در پنج سطح ۲۰، ۴۰، ۶۰، ۸۰ و ۱۰۰ درصد رطوبت در حد ظرفیت زراعی بودند. نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد که تحت شرایط تنش کم‌آبی شدید (۲۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی) کلیه صفات موردبررسی در مقایسه با شرایط بدون تنش کاهش معنی‌داری داشتند. نتایج در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که در شرایط بدون تنش، میزان فتوسنتز خالص، CO_2 درون‌سلولی، محتوای کلروفیل برگی، تعرق و کارایی فتوسیستم II در رقم کرج نسبت به رقم عادل به ترتیب ۲۹٪، ۱۳٪، ۲۳٪، ۲۱٪ و ۳٪ بیشتر بود. در مرحله گلدهی و در شرایط بدون تنش، محتوای کلروفیل برگی و فتوسنتز خالص در مقایسه با رقم عادل ۱۴٪ و ۱۷٪ و در مقایسه با رقم آزاد به ترتیب ۲۹٪ و ۴۳٪ بیشتر بود. در شرایط تنش ۴۰ درصد ظرفیت زراعی CO_2 درون‌سلولی و فتوسنتز خالص به‌صورت معنی‌داری در رقم کرج افزایش داشت. در مرحله غلاف‌دهی در سطوح ۶۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی رقم کرج با محتوای کلروفیل ۲/۷۶ و ۴/۷۰ میلی‌گرم بر گرم وزن‌تر برگ نسبت به دو رقم دیگر برتری داشت. بر اساس نتایج پژوهش حاضر رقم کرج به دلیل برتری ویژگی‌های فتوسنتزی نسبت به دو رقم دیگر پس از انجام پژوهش‌های تکمیلی می‌تواند قابلیت معرفی به‌عنوان رقم متحمل به خشکی را داشته باشد.

***واژه‌های کلیدی*: تنش آبی، تعرق، فتوسنتز خالص، فتوسیستم II، محتوای کلروفیل**

مقدمه

حبوبات با توجه به ویژگی‌های غذایی قابل‌ملاحظه نظیر مواد مغذی (پتاسیم، فسفر، آهن و روی)، ویتامین‌ها و همچنین اسیدآمینه‌های لوسین و تریپتوفان اهمیت ویژه‌ای در نظام‌های کشاورزی کشورهای درحال‌توسعه دارند (Parsa and Bagheri, 2008). نخود زراعی (*Cicer arietinum* L.) گیاهی یک‌ساله، سرمادوست، خودگرده‌افشان و دیپلوئید است که ازنظر اهمیت در میان حبوبات، رتبه دوم دنیا و جایگاه نخست آسیا و مناطق شمال آفریقا را دارا است (Ganjeali et al., 2011; Ahmadpour et al., 2016).

تنش آبی 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. کاهش رطوبت برگ و بسته شدن روزنه‌ها اولین تأثیر تنش خشکی در گیاهان بوده که منجر به کاهش ورود CO_2 به داخل سلول‌های مزوفیل و کاهش فتوسنتز

* نگارنده پاسخگو: نظام آرمند. پست الکترونیک: armandnezam@yahoo.com

خالص‌شده که درنهایت با کاهش تولید محصول در گیاه همراه است (Armand et al., 2015). از اثرات دیگر تنش آبی 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). نتایج لو و همکاران (Lu et al., 2002) نشان داد که کمپلکس آزادکننده اکسیژن و مراکز واکنش فتوسیستم II تحت تأثیر تنش خشکی قرارگرفته و تخریب می‌شود. برخی از این تخریب‌ها به پروتئین D_1 برمی‌گردد که در ساختمان فتوسیستم II قرار دارد (Lu et al., 2002).

تحقیقات احمدپور و همکاران (Ahmadpour et al., 2017) در منطقه خوزستان بر روی ارقام گیاه عدس و رهباریان و همکاران (Rahbarian et al., 2011) در استان خراسان رضوی بر روی ارقام نخود نشان داد که ثبات ویژگی‌های فیزیولوژیک و حفظ توان فتوسنتزی گیاه اهمیت زیادی در مطالعات مرتبط با تحمل به خشکی و انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم جهت کشت دارد. از دیگر پیامدهای تنش خشکی کاهش محتوای رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی در اثر افزایش گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن[1] (Reactive Oxigen Speces) و ایجاد تنش اکسیداتیو است (Armand et al., 2015). مطالعه حسین‌زاده و همکاران (Hosseinzadeh et al., 2016) در استان لرستان بر روی دو رقم نخود زراعی نشان داد که رادیکال‌های آزاد اکسیژن با پراکسیداسیون و تجزیه کلروفیل‌ها منجر به کاهش واکنش‌های نوری فتوسنتز و کاهش تولید مواد پرانرژی موردنیاز از قبیل NADPH و ATP برای واکنش‌های تاریکی فتوسنتز (چرخه بنسون-کالوین) می‌شوند. مطالعات فلکسز و مدرانو (Flexas and Medrano, 2008) و اشرف و همکاران (Ashraf et al., 2007) نشان داد که استفاده از ظرفیت فتوسنتزی، فلورسانس کلروفیل و محتوای کلروفیل کل در گیاه می‌تواند به‌عنوان روشی ساده برای گزینش ژنوتیپ‌های متحمل و حساس به تنش خشکی در نظر گرفته شود.

شناخت شاخص‌های مرتبط با فرآیندهای فیزیولوژیک گیاه و ایجاد بینش صحیح از چگونگی تأثیر تنش‌های محیطی بر آن‌ها می‌تواند به انتخاب ارقام مناسب در این شرایط کمک کند. تحقیق حاضر باهدف بررسی اثرات تنش آبی بر ویژگی‌های فتوسنتزی (فتوسنتز خالص، CO_2 درون سلول‌های مزوفیل، تعرق، محتوای کلروفیل کل و کارایی عملکرد PSII) در سه مرحله گیاهچه‌ای، گلدهی و غلاف‌دهی ارقام گیاه نخود انجام شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش با هدف بررسی واکنش‌های فتوسنتزی در سه مرحله از رشد گیاه نخود در شرایط تنش خشکی با سه رقم رایج زراعی نخود 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 خاتم‌الانبیاء بهبهان در سال ۱۳۹۴ انجام شد. ارقام عادل و آزاد از ایستگاه تحقیقاتی حبوبات در گچساران و رقم کرج از پژوهشکده علوم گیاهی دانشگاه فردوسی تهیه گردید. آزمایش به‌صورت فاکتوریل و در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در شرایط گلخانه‌ای انجام شد. هر گلدان ۲/۵ کیلوگرمی به‌عنوان یک واحد آزمایشی در نظر گرفته شد.

بذرهای ارقام نخود موردبررسی به تعداد حدود ۱۰۰ بذر، به مدت ۲۴ ساعت در آب خیسانده شده و آن‌هایی که جوانه‌زنی اولیه داشتند را در گلدان کاشتیم که پس از سبز شدن به سه عدد گیاهچه در هر گلدان کاهش یافت. گلدان‌ها در اتاقک رشد در شرایط کنترل‌شده با دمای روز و شب به ترتیب ۲۵ و ۲۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. برای اعمال تنش خشکی پس از تعیین وزن خشک خاک در یک واحد آزمایشی به‌آرامی و تا حد اشباع به آن آب اضافه شد و پس از خارج شدن کامل آب ثقلی، گلدان توزین شد. درنهایت 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 بذرهای نخود (مرحله ۷ برگی) ادامه داشت و پس‌ازآن، گلدان‌ها مطابق تیمارهای آزمایشی (سطوح تنش خشکی) آبیاری شدند. اندازه‌گیری صفات فتوسنتزی در مراحل فنولوژیک گیاه نخود در سه مرحله گیاهچه‌ای (۴ هفته

[1] Reactive oxigen species

پس از کاشت)، گلدهی (ظهور اولین گل) و غلاف‌دهی (ظهور اولین غلاف) انجام شد.

اندازه‌گیری تبادلات گازی

میزان تعرق، نرخ فتوسنتز خالص و CO_2 درون‌سلولی به‌وسیله دستگاه فتوسنتز متر (KR8700 system; Korea Tech Inc. Suwon., Korea) انجام شد. این دستگاه دارای یک محفظه برگی که قابلیت تنظیم سطح برگ را دارد و بخش کامپیوتری که پردازش داده‌ها را انجام می‌دهد، تشکیل شده است. برای اندازه‌گیری از برگ‌های سالم و توسعه‌یافته (برگ-های دوم و سوم در هر گیاه) استفاده شد. به‌منظور رعایت شرایط محیطی یکنواخت برای تمامی تیمارها، اندازه‌گیری صفات فتوسنتزی در اتاقک رشد انجام شد.

اندازه‌گیری شاخص کلروفیل

با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر (CCM-200 plus, Opti-Sciences Inc, NH., USA) شاخص کلروفیل تعیین شد. این دستگاه دارای محفظه‌ای است که برگ در آن قرار می‌گیرد و محتوای کلروفیل در سطح مشخصی از برگ تعیین می‌شود. تعیین شاخص کلروفیل برگ بر اساس میانگین ۵ تکرار از برگ در هر تیمار بود و برای رعایت شرایط یکنواخت از همان برگ‌های مورداستفاده در سنجش تبادلات گازی (برگ‌های دوم و سوم) استفاده شد.

اندازه‌گیری کارایی فتوسیستم II

این شاخص به‌وسیله 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 تعیین شد. این دستگاه نسبت F_v/F_m را به‌صورت اتوماتیک از طریق معادله ذکرشده ($F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$) محاسبه می‌کند که در آن F_m فلورسانس بیشینه، F_0 فلورسانس حداقل و F_v فلورسانس متغیر است (Hosseinzadeh et al., 2016).

تجزیه‌وتحلیل داده‌ها

تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار MSTAT-C انجام شد و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن ($P \leq 0.05$) استفاده شد.

نتایج و بحث

عملکرد فتوسیستم II

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در مرحله گیاهچه‌ای برهم‌کنش تنش آبی و نوع رقم بر میزان عملکرد فتوسیستم II معنی‌دار بود (جدول ۱).

در مرحله گیاهچه‌ای بیشترین میزان عملکرد فتوسیستم II در رقم کرج در شرایط بدون تنش مشاهده شد که در مقایسه با کلیه سطوح افزایش معنی‌داری داشت. با افزایش شدت تنش از ۸۰ تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت F_v/F_m در ارقام کرج و آزاد کاهش چشمگیری داشت. در رقم عادل نیز با افزایش شدت تنش از ۶۰ تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی این نسبت کاهش معنی‌داری داشت. نسبت F_v/F_m در رقم کرج در مقایسه با ارقام عادل و آزاد کاهش کمتری در مقابله با شرایط تنش خشکی داشت، به‌طوری‌که 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 ۲). تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در مرحله گلدهی برهم‌کنش تنش آبی و نوع رقم بر میزان عملکرد فتوسیستم II معنی‌دار بود (جدول ۳). نتایج در مرحله گلدهی نشان داد که بیشترین میزان نسبت F_v/F_m در رقم کرج در شرایط بدون تنش مشاهده شد که با ارقام عادل و آزاد در شرایط بدون تنش اختلاف معنی‌داری نداشت. در ارقام عدل و کرج روند مشابهی وجود داشت، به‌طوری‌که با اعمال تنش ۲۰، ۴۰ و ۶۰ درصد ظرفیت زراعی کاهش معنی‌داری در مقایسه با شرایط بدون تنش مشاهده شد. در رقم آزاد روند کاهش معنی‌دار مشابه با ارقام دیگر بود اما از تیمار ۸۰ درصد ظرفیت زراعی آغاز شد که به ترتیب در مقایسه با شاهد ۳/۵٪، ۱۱٪، ۱۳٪ و ۱۸٪ کاهش داشت. در بین ارقام موردبررسی 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 ۴).

آنالیز واریانس داده‌ها در مرحله غلاف‌دهی نشان داد که اثرات متقابل تنش و رقم بر میزان عملکرد فتوسیستم II معنی‌دار بود (جدول ۵). مقایسه میانگین داده‌ها در اثرات متقابل رقم و تنش در مرحله غلاف‌دهی نشان داد که در شرایط بدون تنش اختلاف معنی‌داری بین ارقام عادل، آزاد و کرج وجود نداشت. در هر ۳ رقم موردبررسی با اعمال تنش

جدول ۱. نتایج تجزیه واریانس پارامترهای فتوسنتزی ارقام نخود تحت تأثیر سطوح تنش آبی در مرحله گیاهچه‌ای

Table 1. Analysis of variance of photosynthetic parameters of chickpea cultivars as affected by levels of water strss during the seddling stage

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	فتوسنتز خالص Net photosynthetic rate	CO_2 درون‌سلولی Intercellular CO_2 concentration	تعرق Transpiration rate	کلروفیل کل Total Chl	عملکرد فتوسیستم II (F_v/F_m)
Cultivars (C)	ارقام نخود	2	7.153 ^{ns}	1843.811^{ns}	2807.520**	0.332**	0.017 **
Water stress (D)	تنش آبی	4	105.044**	36938.753**	3354.687**	2.308**	0.028**
(C)× (D)	رقم×تنش	8	9.155 *	32389.410**	253.918 *	0.128**	0.001 *
Error	خطای آزمایش	30	3.176	1232.583	166.834	0.019	0.0002
CV(%)	ضریب تغییرات (درصد)	-	*15.45*	*8.82*	*14.09*	*10.08*	*2.00*

^{ns},*,** به ترتیب عدم معنی‌داری و معنی‌داری در سطوح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

^{ns},* and **: not-Significant, Significant at 5% and 1% levels of probability, respectively.

جدول ۲. مقایسه میانگین پارامترهای فتوسنتزی ارقام نخود تحت تأثیر سطوح تنش آبی در مرحله گیاهچه‌ای

Table 2. Mean comparison of photosynthetic parameters of chickpea cultivars as affected by levels of water strss during the seddling stage

Treatment	تیمارها	فتوسنتز خالص Net photosynthetic rate [μmol m^{-2} s^{-1}]	CO_2 درون‌سلولی Intercellular CO2 concentration [ppm]	تعرق Transpiration rate [mg dm^{-2} h^{-1}]	کلروفیل کل Total Chl content (TChl)	عملکرد فتوسیستم II (Fv/Fm)
ارقام نخود Chickpea cultivars	سطوح تنش آبی Water stress					
عادل Adel	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	10.08 ^{b}	455.8 ^{c}	113.4 ^{bc}	2.03 ^{b}	0.866 ^{bc}
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	8.58 ^{bc}	345.1 ^{d}	83.71 ^{cdef}	1.60 ^{cd}	0.865 ^{bc}
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	5.25 ^{de}	334.8 ^{d}	104.3 ^{bcd}	1.33 ^{efg}	0.817 ^{e}
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	3.32 ^{e}	237.3 ^{e}	88.67 ^{defg}	1 ^{hij}	0.750 ^{j}
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	2.96 ^{e}	238.6 ^{e}	69.98 ^{fgh}	0.86 ^{j}	0.719 ^{k}
آزاد Azad	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	10.75 ^{b}	493 ^{b}	102.2 ^{bcde}	1.76 ^{c}	0.802 ^{ef}
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	8.80 ^{bc}	438 ^{c}	87.72 ^{defg}	1.53 ^{cde}	0.798 ^{fg}
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	5.63 ^{de}	435.6 ^{c}	75.13 ^{fgh}	1.13 ^{ghi}	0.784 ^{gh}
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	5.04 ^{de}	370 ^{d}	66.24 ^{gh}	1 ^{hij}	0.710 ^{k}
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	3.11 ^{e}	260 ^{e}	61.73 ^{h}	0.60 ^{k}	0.702 ^{k}
کرج Karaj	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	14.31 ^{a}	523.7 ^{a}	143.3 ^{a}	2.63 ^{a}	0.890 ^{a}
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	11.40 ^{ab}	441.9 ^{c}	123.2 ^{ab}	1.43 ^{def}	0.851 ^{cd}
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	6.28 ^{cde}	463.2 ^{bc}	83.52 ^{defgh}	1.43 ^{def}	0.835 ^{d}
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	4.68 ^{de}	354 ^{d}	79.30 ^{efgh}	1.23 ^{fgh}	0.779 ^{hi}
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	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 بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال درصد ۵ ندارند.

Means within each column with a letter in common are not significantly different at $P \leq 0.05$.

جدول ۳. نتایج تجزیه واریانس پارامترهای فتوسنتزی ارقام نخود تحت تأثیر سطوح تنش آبی در مرحله گلدهی

Table 3. Analysis of variance of photosynthetic parameters of chickpea cultivars as affected by levels of water stress during the flowering stage

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	فتوسنتز خالص Net photosynthetic rate	CO_2 درون‌سلولی Intercellular CO_2 concentration	تعرق Transpiration rate	کلروفیل کل Total Chl content	عملکرد فتوسیستم II (Fv/Fm)
Cultivars (C)	ارقام نخود	2	896.901 *	22076.004**	152.951 ns	2.150**	0.004 **
Water stress (D)	تنش آبی	4	113.506 ns	37846.469**	3540.463**	8.094**	0.032**
(C)× (D)	رقم×تنش	8	209.215 ns	1228.699*	140.458 *	0.135*	0.0001 *
Error	خطای آزمایش	30	266.153	1474.582	98.303	0.139	0.001
CV (%)	ضریب تغییرات (٪)	-	12.26	6.97	10.34	14.27	3.03

ns,*,** به ترتیب عدم معنی‌داری و معنی‌داری در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

ns,* and **: not-Significant, Significant at 5% and 1% levels of probability, respectively.

جدول ۴. مقایسه میانگین پارامترهای فتوسنتزی ارقام نخود تحت تأثیر سطوح تنش آبی در مرحله گلدهی

Table 4. Mean comparison of photosynthetic parameters of chickpea cultivars as affected by levels of water stress during the flowering stage

Treatment	تیمارها	فتوسنتز خالص Net photosynthetic rate [μmol m^{-2} s^{-1}]	CO_2 درون‌سلولی Intercellular CO2 concentration [ppm]	تعرق Transpiration rate [mg dm^{-2} h^{-1}]	کلروفیل کل Total Chl content	عملکرد فتوسیستم II (Fv/Fm)
ارقام نخود Chickpea cultivars	سطوح تنش آبی Water stress					
عادل Adel	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	14.37 b	565.3 ab	110.8 ab	3.20 b	0.893 a
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	10.33 cd	476.5 c	92.48 bc	2.46 c	0.881 ab
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	8.36 de	444.2 cde	72.95 cde	1.76 d	0.790 cd
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	6.01 fg	385 ef	50.26 fg	1.60 de	0.757 efg
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	4.41 g	328 g	48.52 fg	1.33 ef	0.716 h
آزاد Azad	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	9.74 cd	568.4 ab	85.47 c	2.63 c	0.891 a
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	8.87 cde	476.4 c	88.90 c	1.96 d	0.862 b
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	7.13 ef	426.1 cde	76.65 cd	1.33 ef	0.793 cd
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	5.72 fg	391.1 def	57.83 def	1.33 ef	0.776 de
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	4.88 fg	325 g	33.92 g	1.10 f	0.734 gh
کرج Karaj	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	17.20 a	611.6 a	112.2 a	3.70 a	0.897 a
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	11.19 c	543.6 b	73.80 cde	2.40 c	0.888 ab
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	9.52 cde	473.7 c	64.02 def	1.70 de	0.769 def
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	8.57 de	450.1 cd	55.32 ef	1.66 de	0.762 ef
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	5.65 fg	403.1 def	58.06 def	1.63 de	0.748 fg

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

Means within each column with a letter in common are not significantly different at $P \leq 0.05$.

کم‌آبی از ۸۰ درصد ظرفیت زراعی تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی در مقایسه با شرایط بدون تنش، نسبت F_v/F_m کاهش معنی‌داری داشت. در حالت کلی ارقام عادل، آزاد و کرج 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 موردبررسی نسبت F_v/F_m در مقایسه با شرایط بدون تنش (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) کاهش معنی‌داری داشت (جدول ۶).

آسیب وارده به دستگاه فتوسنتزی را می‌توان از طریق سنجش کارایی فتوسیستم II (F_v/F_m) تعیین کرد (Armand et al., 2015). کاهش نسبت F_v/F_m در شرایط تنش نشان‌دهنده کاهش انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I است، بنابراین کارایی عملکرد فتوسیستم II و زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی نسبت مستقیم با شاخص F_v/F_m دارد به‌طوری‌که با کاهش این شاخص عملکرد زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی و تولید مولکول‌های پرانرژی نظیر ATP و NADPH به‌شدت کاهش می‌یابد (Hosseinzadeh et al., 2016). تنش کم‌آبی تأثیر مستقیم بر پروتئین D_1 موجود در ساختار فتوسیستم II دارد و در شرایط تنش شدید موجب تخریب این پروتئین شده و در این صورت کارایی فتوسیستم II به‌شدت کاهش می‌یابد (Yordanov et al., 2003; Rahbarian et al., 2011). کاهش نسبت F_v/F_m تحت شرایط تنش خشکی در گیاهان مختلف نظیر نخود، لوبیا، ذرت و گندم نیز گزارش شده است (Lu et al., 2002; Ashraf et al., 2007; Sikder et al., 2015).

جدول ۵. نتایج تجزیه واریانس پارامترهای فتوسنتزی ارقام نخود تحت تأثیر سطوح تنش آبی در مرحله غلاف‌دهی

Table 5. Analysis of variance of photosynthetic parameters of chickpea cultivars as affected by levels of water stress during the podding stage

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	فتوسنتز خالص Net photosynthetic rate	CO_2 درون‌سلولی Intercellular CO2 concentration	تعرق Transpiration rate	کلروفیل کل Total Chl content	عملکرد فتوسیستم II (Fv/Fm)
Cultivars (C)	ارقام نخود	2	37.500 **	14894.730**	160.291**	1.201**	0.001 **
Water stress (D)	تنش آبی	4	102.097**	63437.309**	4641.471**	5.078**	0.039**
(C)× (D)	رقم×تنش	8	5.505 *	371.299*	357.313 *	0.086*	0.001**
Error	خطای آزمایش	30	1.743	1056.074	122.772	0.053	0.0001
CV (%)	ضریب تغییرات (٪)	-	15.00	7.06	15.37	11.54	1.37

ns,*,** به ترتیب عدم معنی‌داری و معنی‌داری در سطوح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

ns,* and **: not-Significant, Significant at 5% and 1% levels of probability, respectively.

شاخص کلروفیل

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که اثرات متقابل تنش و رقم بر محتوای کلروفیل برگی معنی‌دار بود (جدول ۱). مقایسه میانگین داده‌ها در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که بیشترین میزان شاخص کلروفیل در شرایط بدون تنش در رقم کرج مشاهده شد که در مقایسه با کلیه سطوح افزایش معنی‌داری داشت. در ارقام عادل و کرج با اعمال تیمار ۸۰ درصد ظرفیت زراعی روند کاهشی در مقایسه با شرایط بدون تنش مشاهده شد. کمترین میزان این صفت در رقم آزاد در شرایط تنش شدید مشاهده شد که در مقایسه با کلیه سطوح اختلاف معنی‌داری نداشت. آنالیز واریانس داده‌ها در مرحله گلدهی نشان داد که اثرات متقابل تنش و رقم بر شاخص کلروفیل معنی‌دار بود (جدول ۳). نتایج مقایسه میانگین‌ها در مرحله گلدهی نشان داد که بیشترین میزان شاخص کلروفیل در رقم کرج در شرایط بدون تنش بود که در مقایسه با کلیه سطوح افزایش معنی‌داری داشت. در هر ۳ رقم موردبررسی با اعمال تنش از ۸۰ درصد ظرفیت زراعی تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی روند کاهشی مشابه در شاخص کلروفیل نسبت به شرایط بدون تنش مشاهده شد. شاخص کلروفیل در ارقام کرج و عادل در سطوح ۸۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به رقم آزاد افزایش معنی‌داری دارد (جدول ۴). تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که برهم‌کنش

رقم و تنش بر شاخص کلروفیل در مرحله غلاف‌دهی معنی‌دار بود (جدول ۵). نتایج مقایسه میانگین‌ها در این مرحله نشان داد که بیشترین میزان شاخص کلروفیل در رقم کرج در شرایط بدون تنش مشاهده شد که در مقایسه با تمامی سطوح افزایش معنی‌داری داشت. در هر ۳ رقم عادل، آزاد و کرج با اعمال تنش از ۸۰ درصد ظرفیت زراعی تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی در روندی مشابه نسبت به شرایط بدون تنش کاهش معنی‌داری در شاخص کلروفیل وجود داشت. رقم کرج در بیشتر سطوح تنش خشکی (۲۰، ۶۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) نسبت به رقم آزاد برتری داشت (جدول ۶).

تغییرات در محتوای کلروفیل برگی علاوه بر تنش‌های محیطی، تحت تأثیر نوع ژنوتیپ و مرحله فنولوژیکی گیاه نیز قرار دارد (Rahbarian et al., 2011). گیاهان در مقابله با تنش آبی به‌منظور حفظ آب برگ، با بستن روزنه‌ها تعرق را کاهش می‌دهند اما از سوی دیگر به انتقال غیرفعال در آوند چوب آسیب وارد می‌کند (Hosseinzadeh and Ahmadpour, 2018). از سوی دیگر کمبود آب منجر به اختلال در واکنش‌های نوری فتوسنتز و تولید گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن شده که درنهایت منجر به تخریب فتوسیستم‌های نوری و کاهش رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی می شود (Ahmadpour et al., 2017). در مطالعه حاضر شاخص کلروفیل برگ در مرحله غلاف‌دهی بیشتر از دو 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). با توجه به اینکه ارقام گیاه نخود در مرحله گیاهچه‌ای (رشد سریع) حساسیت بالایی نسبت به تنش خشکی دارد، در صورت کاهش کمتر محتوای کلروفیل در این مرحله، می‌توان از آن ارقام به‌عنوان ارقام متحمل در کشت دیم استفاده کرد (Bibi et al., 2009; Ganjeali et al., 2011). کاهش شدید شاخص کلروفیل در سطوح بالای تنش خشکی، می‌تواند به دلیل کاهش انتقال مواد معدنی و آب موردنیاز برگ‌ها در اثر کاهش مکش ناشی از تعرق در آوند چوبی باشد. درنهایت با کاهش رشد و توسعه برگ، محتوای کلروفیل در برگ نیز کاهش معنی‌داری دارد (Hosseinzadeh et al., 2016). 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

تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثرات متقابل رقم و تنش بر میزان تعرق معنی‌دار بود (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد که بیشترین میزان تعرق در رقم کرج مشاهده شد که در مقایسه با تمامی سطوح افزایش معنی‌داری داشت. در ارقام آزاد و کرج با اعمال تنش در سطوح ۲۰، ۴۰ و ۶۰ درصد ظرفیت زراعی در مقایسه با شاهد میزان تعرق کاهش معنی‌داری داشت اما این سطوح با یکدیگر اختلاف معنی‌داری نداشتند. در رقم عادل با اعمال تنش در سطوح ۲۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی در مقایسه با شاهد به ترتیب ۳۸٪ و ۲۲٪ کاهش داشت. در مقایسه بین ارقام نخود مشاهده شد که در شرایط تنش ۸۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی میزان تعرق در رقم کرج به‌صورت معنی‌داری در مقایسه با دیگر ارقام بیشتر بود اما در سایر سطوح تفاوت معنی‌داری بین ارقام موردبررسی وجود نداشت (جدول ۲). تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که برهم‌کنش تنش و رقم بر میزان تعرق در مرحله گلدهی معنی‌دار بود (جدول ۳). مقایسه میانگین‌ها در این مرحله نشان داد که بیشترین میزان تعرق در شرایط بدون تنش در رقم کرج بود که در مقایسه با رقم عادل اختلاف معنی‌داری نداشت. در رقم کرج تمامی سطوح تنش در مقایسه با شرایط بدون تنش کاهش معنی‌داری داشت اما در رقم عادل با اعمال سطوح ۲۰، ۴۰ و ۶۰ درصد ظرفیت زراعی کاهش معنی‌داری نسبت به شاهد داشت. در رقم آزاد سطوح تنش ۲۰ و ۴۰ درصد ظرفیت زراعی منجر به کاهش معنی‌دار تعرق در مقایسه با شاهد شد (جدول ۴). آنالیز واریانس داده‌ها نشان داد که در مرحله غلاف دهی، اثرات متقابل تنش و رقم بر میزان تعرق معنی‌دار بود (جدول ۵). مقایسه میانگین‌ها در مرحله غلاف دهی نشان داد که بیشترین میزان تعرق در رقم کرج و در شرایط بدون تنش مشاهده شد که با ارقام عادل و آزاد در شرایط بدون تنش اختلاف معنی‌داری نداشت. در ارقام عادل و کرج در روندی مشابه با اعمال تیمار تنش از ۸۰ درصد ظرفیت زراعی تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی در مقایسه با شرایط بدون تنش کاهش معنی‌داری داشت. کمترین میزان این صفت در رقم آزاد و در شرایط تنش شدید بود که در مقایسه با شاهد ۵۲٪ کاهش داشت (جدول ۶).

اولین مکانیسم سازگاری گیاهان در برابر تنش‌های محیطی نظیر خشکی، شوری و گرما بستن روزنه‌ها است تا در این صورت از هدر رفت آب به‌وسیله تعرق جلوگیری کند (Hosseinzadeh et al., 2014). با توجه به اینکه تعرق

عامل اصلی در کشش آب در آوند چوب است بنابراین قطعاً کاهش تعرق منجر به اختلال در فرآیند انتقال غیرفعال می‌شود (Amiri et al., 2017). گیاهان با مکانیسم‌های کارآمد در ارتباط با تنظیم عملکرد روزنه‌های برگی قادر به تحمل بهتر شرایط تنش کم‌آبی خواهند بود، به‌طوری‌که با حفظ بیشتر آب درون برگی و اختلال کمتر در انتقال فعال و غیرفعال، امکان رشد و انجام فرایندهای سلولی را بهتر فراهم می‌نمایند (Jaleel et al., 2008; Ahmadpour et al., 2017). در مقابل ارقام حساس به تنش خشکی، توانایی جلوگیری از کاهش شدید تعرق را نداشته و درنهایت با اختلال در انتقال فعال و غیرفعال به ترتیب در آوندهای آبکش و چوب در معرض اثرات منفی کاهش فشار تورگر و پژمردگی قرار می‌گیرند (Rahbarian et al., 2011). در مطالعه بر روی شناسایی ارقام متحمل و حساس گیاه لوبیا به تنش کم‌آبی مشاهده شد که ارقام مقاوم در تنش‌های ملایم (۵۰ و ۷۵ درصد ظرفیت زراعی) دارای محتوای کلروفیل، میزان تعرق، غلظت CO_2 زیر روزنه و فتوسنتز خالص بیشتری بودند (Rasti Sani et al., 2014).

جدول ۶. مقایسه میانگین پارامترهای فتوسنتزی ارقام نخود تحت تأثیر سطوح تنش آبی در مرحله غلاف‌دهی

Table 6. Mean comparison of photosynthetic parameters of chickpea cultivars as affected by levels of water stress during the podding stage

Treatment	تیمارها	فتوسنتز خالص Net Photosynthetic rate (PN) [μmol m^{-2} s^{-1}]	CO_2 درون‌سلولی Intercellular CO_2 concentration (Ci) [ppm]	تعرق Transpiration rate(E) [mg dm^{-2} h^{-1}]	کلروفیل کل Total Chl content (TChl)	عملکرد فتوسیستم II (Fv/Fm)
ارقام نخود Chickpea cultivars	سطوح تنش آبی Water stress					
عادل Adel	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	20.12 abc	644.8 a	125.1 a	3.56 bc	0.877 a
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	12.90 bc	530.1 cd	105.3 bc	3.10 cd	0.818 b
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	11.28 c	536.8 cd	99.07 bcd	1.96 fg	0.765 bcd
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	7.93 c	480.3 cde	91.36 cde	1.76 fg	0.749 cde
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	5.59 c	440.7 e	77.12 e	1.83 fg	0.704 e
آزاد Azad	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	12.44 bc	622.7 ab	113.7 ab	3.90 b	0.875 a
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	9.82 c	539.2 cd	102.2 bcd	2.76 de	0.778 bcd
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	8.36 c	554.9 bcd	92.13 cde	1.93 fg	0.761 bcde
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	6.15 c	495.8 cde	88.08 cde	1.80 fg	0.742 cde
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	5.54 c	436.5 e	54.78 f	1.33 g	0.720 de
کرج Karaj	۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه 100% field capacity	22.47 ab	676.7 a	129 a	4.70 a	0.889 a
	۸۰٪ ظرفیت مزرعه 80% field capacity	13.27 bc	619.1 ab	104 bc	3.33 bcd	0.821 b
	۶۰٪ ظرفیت مزرعه 60% field capacity	11.06 c	569.5 bc	97.53 bcd	2.76 de	0.796 bc
	۴۰٪ ظرفیت مزرعه 40% field capacity	6.18 c	568.4 bc	84.62 de	2.36 ef	0.768 bcd
	۲۰٪ ظرفیت مزرعه 20% field capacity	6.12 c	541.3 cd	74.42 e	2.06 f	0.755 cde

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

Means within each column with a letter in common are not significantly different at $P \leq 0.05$.

CO_2 درون‌سلولی

تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثرات متقابل تنش و رقم بر میزان CO_2 درون سلول‌های برگی در مرحله گیاهچه‌ای معنی‌دار بود (جدول ۱). مقایسه میانگین‌ها در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که بیشترین میزان این صفت در رقم کرج و در شرایط بدون تنش مشاهده شد که در مقایسه با تمامی سطوح موردبررسی افزایش معنی‌داری داشت. کاهش این صفت در این مرحله با اعمال تنش از ۸۰ تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی در هر ۳ رقم موردبررسی مشابه بود و نسبت به سطح شاهد کاهش معنی‌داری داشت. رقم کرج در تمامی تیمارهای تنش خشکی به‌جز سطح ۲۰ درصد ظرفیت زراعی در مقایسه با رقم آزاد افزایش معنی‌داری در میزان CO_2 درون‌سلولی داشت اما نسبت به رقم عادل این افزایش معنی-دار نبود. (جدول ۲). آنالیز واریانس داده‌ها در مرحله گلدهی نشان داد که اثرات متقابل تنش و رقم بر میزان CO_2 درون‌سلولی معنی‌دار بود (جدول ۳). مقایسه میانگین‌ها در این مرحله نشان داد که بیشترین میزان این صفت در شرایط بدون تنش و در رقم کرج بود که تفاوت معنی‌داری با ارقام عادل و آزاد در همین شرایط نداشت. با اعمال سطوح تنش از ۸۰ تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی در هر ۳ رقم موردبررسی کاهش معنی‌دار نسبت به سطح شاهد مشاهده شد. کمترین میزان این صفت نیز در رقم آزاد و در شرایط تنش شدید بود که اختلاف معنی‌داری با رقم عادل در شرایط تنش شدید نداشت (جدول ۴). آنالیز واریانس داده‌ها در مرحله غلاف دهی نشان داد که اثرات متقابل تنش و رقم بر میزان CO_2 درون‌سلولی معنی‌دار بود (جدول ۵). مقایسه میانگین‌ها نشان داد که بیشترین میزان این صفت در رقم کرج و در شرایط بدون تنش بود که با ارقام عادل و آزاد اختلاف معنی‌داری نداشت. در ارقام عادل و آزاد با اعمال تنش از ۸۰ درصد ظرفیت زراعی تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی کاهش معنی‌داری در میزان CO_2 درون برگی مشاهده شد. در رقم کرج با اعمال تنش در سطوح ۲۰، ۴۰ و ۶۰ درصد ظرفیت زراعی در مقایسه با شاهد میزان این صفت به ترتیب ۲۰٪، ۱۶٪ و ۱۵٪ کاهش داشت (جدول ۶). در مقایسه کلی بین ارقام نخود در مرحله گلدهی و غلاف‌دهی مشاهده شد که رقم کرج در تمامی سطوح خشکی بیشترین میزان CO_2 درون برگی 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.

در گیاهان اولین اندام حس کننده تنش خشکی ریشه‌ها بوده و در مواجه با تنش این ریشه‌ها (ریشه‌های دهیدراته) منجر به تولید هورمون آبسیزیک اسید (ABA) شده و درنتیجه روزنه‌ها تحت تأثیر این هورمون بسته می‌شوند (Karimi et al., 2015). بسته شدن روزنه‌ها در طی تنش خشکی گرچه به‌منظور کاهش هدر رفت آب صورت می‌گیرد اما به علت ممانعت از ورود CO_2 می‌تواند فتوسنتز را به کمتر از نقطه جبرانی کاهش دهد (Yordanov et al., 2003). در شرایط تنش‌های محیطی همان‌طور که اشاره شد تنظیم عملکرد روزنه‌ها از اهمیت بالایی برخوردار است و بسته شدن روزنه‌ها موجب کاهش ورود CO_2 به سلول‌های زیر روزنه شده که درنهایت کاهش غلظت CO_2 درون‌سلولی را به دنبال دارد (Zlatev and Yordanov, 2004). تحقیقات بر حبوبات از قبیل نخود، عدس و لوبیا نشان داده است که تحت تأثیر تنش خشکی غلظت CO_2 درون برگی به‌واسطه بسته شدن روزنه‌ها کاهش می‌یابد (Amiri et al., 2011; Armand et al., 2015; Hosseinzadeh and Ahmadpour, 2018). در این مطالعه مشاهده شد که رقم کرج در تمامی سطوح تنش خشکی در مقایسه با ارقام دیگر ازلحاظ CO_2 درون سلول‌های برگی برتری محسوسی داشت (جداول ۲، ۴ و ۶).

فتوسنتز خالص

تجزیه واریانس داده‌ها در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که اثرات متقابل تنش و رقم بر میزان فتوسنتز خالص معنی‌دار بود (جدول ۱). مقایسه میانگین‌ها در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که بالاترین مقدار فتوسنتز خالص مربوط به رقم کرج در حالت شاهد بود که با تیمار ۸۰ درصد رطوبت در حد ظرفیت مزرعه تفاوت معنی‌داری نداشت (جدول ۲). کاهش فتوسنتز خالص با اعمال تیمار ۶۰ درصد رطوبت در حد ظرفیت زراعی نسبت به تیمار شاهد شدت یافت و نسبت به تیمار شاهد ۴۴٪ کاهش یافت. بین تیمار ۶۰ درصد رطوبت در حد ظرفیت زراعی و ۴۰ و ۲۰ درصد رطوبت در حد ظرفیت زراعی تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. روند مشابهی (البته با مقادیر فتوسنتز خالص کمتر) برای دو رقم عادل و آزاد مشاهده شد (جدول ۲). تجزیه واریانس داده‌ها در مرحله گلدهی نشان داد که برهم‌کنش رقم و تنش بر میزان فتوسنتز خالص معنی‌دار بود (جدول ۳).

نتایج در مرحله گلدهی نشان داد که بیشترین میزان فتوسنتز خالص در رقم کرج و در سطح شاهد مشاهده شد که با کلیه سطوح اختلاف معنی‌داری داشت. در ارقام عادل و کرج با اعمال سطوح تنش از ۸۰ تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی روند کاهش مشابه نسبت به شاهد در فتوسنتز خالص مشاهده شد. در رقم آزاد میزان فتوسنتز خالص با اعمال سطوح تنش ۶۰ تا ۲۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به شاهد به ترتیب ۲۷٪، ۴۱٪ و ۵۰٪ کاهش داشت. رقم کرج در تمامی سطوح تنش خشکی در مقایسه با سایر ارقام موردبررسی میزان فتوسنتز بیشتری داشت که این افزایش در تیمارهای بدون تنش خشکی و تنش ۴۰ درصد ظرفیت زراعی معنی‌دار بود (جدول ۴). آنالیز واریانس داده‌ها در مرحله غلاف‌دهی نشان داد که اثرات متقابل رقم و تنش بر میزان فتوسنتز خالص معنی‌دار بود (جدول ۵). نتایج در این مرحله نشان داد که بالاترین میزان فتوسنتز خالص در رقم کرج در سطح شاهد بود که با ارقام عادل و آزاد در شرایط مشابه تفاوت معنی‌داری نداشت. در بین دو رقم عادل و آزاد تفاوت معنی‌داری بین سطوح تنش مشاهده نشد اما در رقم کرج با اعمال تنش در سطوح ۲۰، ۴۰ و ۶۰ درصد ظرفیت زراعی به‌صورت معنی‌داری فتوسنتز خالص در مقایسه با شاهد کاهش داشت (جدول ۶).

از مهم‌ترین عوامل محدودکننده فتوسنتز در شرایط تنش خشکی عبارت‌اند از (۱) عوامل محدودکننده روزنه‌ای، که با بسته شدن روزنه‌ها همراه بوده و ورود CO_2 به‌عنوان گهرمایه آنزیم روبیسکو را محدود می‌کند، درنتیجه با کاهش CO_2 در اطراف آنزیم روبیسکو فرآیند اکسیژناسیون (تنفس نوری) به‌جای کربوکسیلاسیون (فتوسنتز) انجام خواهد شد (Pagter et al., 2005)، (۲) عوامل محدودکننده غیر روزنه‌ای که شامل کاهش رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی در اثر تولید گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی (Hosseinzadeh et al., 2014)، کاهش مقدار و فعالیت آنزیم روبیسکو، مهار سنتز ریبولوز بیس فسفات و کاهش انتقال الکترون فتوسنتزی به فتوسیستم II است (Pagter et al., 2005). افزایش فتوسنتز خالص در رقم کرج نسبت به دو رقم دیگر (عادل و آزاد)، نشان‌دهنده وجود سازوکارهای سازگاری با تنش در جهت جلوگیری از کاهش فتوسنتز و تحمل بیشتر این رقم در برابر تنش خشکی است (Ganjeali et al., 2011). برخی مطالعات گزارش کردند که ممانعت از فتوسنتز در شرایط تنش خشکی با افزایش غلظت CO_2 محیط بهبود می‌یابد که این امر تعیین‌کننده نقش کلیدی روزنه‌ها در کاهش فتوسنتز است (Armand et al., 2015).

نتیجه‌گیری کلی

در این مطالعه ویژگی‌های فتوسنتزی نظیر فتوسنتز خالص، تعرق، CO_2 درون‌سلولی، شاخص کلروفیل کل و نسبت F_v/F_m در ۳ مرحله رشدی مورد بررسی قرار گرفت. نتایج در مرحله گیاهچه‌ای نشان داد که در شرایط بدون تنش، رقم کرج در مقایسه با سایر ارقام بیشترین میزان فتوسنتز خالص، CO_2 درون‌سلولی، محتوای کلروفیل برگی، تعرق و کارایی فتوسیستم II را داشت. در مرحله گلدهی و در شرایط بدون تنش، در رقم کرج به‌صورت معنی‌داری محتوای کلروفیل برگی و فتوسنتز خالص نسبت به سایر ارقام افزایش داشت. در شرایط تنش ۴۰ درصد ظرفیت زراعی CO_2 درون‌سلولی و فتوسنتز خالص به‌صورت معنی‌داری در رقم کرج افزایش داشت. در مرحله غلاف‌دهی محتوای کلروفیل در سطوح ۶۰ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی به‌صورت معنی‌داری افزایش داشت، همچنین CO_2 درون‌سلولی نیز در سطوح ۲۰ و ۸۰ درصد ظرفیت زراعی در این رقم نسبت به سایر ارقام موردبررسی افزایش داشت. در بررسی ۳ مرحله رشدی به‌طورکلی مشاهده شد که رقم کرج ازلحاظ ویژگی‌های فتوسنتزی نسبت به ارقام آزاد و عادل برتری محسوسی دارد.

منابع

Ahmadpour, R., Armand, N., Hosseinzadeh, S.R., 2016. Effect of vermicompost extract on germination characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* l.) under salinity stress. Irannian Journal of Seed Research. 2(2), 123-135. [In Persian with English Summary].

Abrishamchi, P., Ganjeali, A., 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 with English Summary].

Ahmadpour, R., Hosseinzadeh, S.R., Armand, N., Chashiani, S., 2017. Evaluation of growth features, photosynthetic pigments and antioxidant enzymes activity of lentils cultivars in response to water stress. Nova Biologica Reperta. 4(3), 226-235.

Amiri, A., Parsa, M., Nezami, A., 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 with English Summary].

Amiri, H., Ismaili, A., Hosseinzadeh, S.R., 2017. Influence of vermicompost fertilizer and water deficit stress on morpho-physiological features of chickpea (*Cicer arietinum* L. cv. karaj). Compost Science and Utilization. 26, 1-14.

Armand, N., Amiri, H., 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. 92(1), 1-219.

Ashraf, M., Nawazish, S.H., 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. & 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.

Bibi, N., Hameed, A., Ali, H., Iqbal, N., Haq, M., Atta, B.M., Shah, T. & 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., Basra, S.M.A., 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development. 29, 185–212.

Flexas, J., Medrano, H., 2008. Drought-inhibition of photosynthesis in C3-plants: Stomatal and non-stomatal limitation revisited. Annual of Botany. 183, 183-189.

Ganjeali, A., Porsa, H., 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., Zarrouk, M., 2008. Impacts of water stress on gas exchange, water elations, chlorophyll content & 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., Guzelordu, T., 2006. Genotypic response of chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars to drought stress implemented at pre-and post an thesis stages and its relations with nutrient uptake and efficiency. Plant Soil Environment. 52, 868-876.

Hosseinzadeh, S.R., Ahmadpour, R., 2018. Evaluation of vermicompost fertilizer application on growth, nutrient uptake and photosynthetic pigments of lentil (*Lens culinaris* Medik.) under moisture deficiency conditions. Journal of Plant Nutrition. 41(10), 1276-1284.

Hosseinzadeh, S.R., Amiri, H., Ismaili, A., 2016. Effect of vermicompost fertilizer on photosynthetic characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. Photosynthetica. 54 (1), 87-92.

Hosseinzadeh, S.R., Cheniany, M., 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 with English Summary].

Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H.J., Somasundaram, R. & 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., Arzani, K., 2015. Gas-exchange response of almond genotypes to water stress. Photosynthetica. 53, 29-34.

Lu, Q., Lu, C., 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., Brix, H., 2005. Tolerance and physiological responses of Phragmites australis to water deficit. Aquatic Botany, 81, 285-299.

Parsa, M., Bagheri, A., 2008. Legumes. Publications Jahad University of Mashhad.

Rahbarian, R., Khavari-nejad, R., Ganjeali, A., Bagheri, A.R. & Najafi, F., 2011. Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water. Acta Biologica Cracoviensia-Series Botanica. 53, 47-56.

Rasti Sani, M., Lahouti, M., Ganjeali, A., 2014. Effect of drought stress on some morphophysiological traits and chlorophyll fluorescence of red bean seedlings (*Phaseolus vulgaris* L.). Iranian Journal of Pulses Resarch. 5(1), 103-116.

Sikder, S., Foulkes, J., West, H., 2015. Evaluation of photosynthetic potential of wheat genotypes under drought condition. Photosynthetica.53, 47-54.

Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T., 2003. Plant responses to drought and stress tolerance. Bulgharestan. Journal of Plant Physiology. 2, 187-206.

Zlatev, Z.S., Yordanov, I.T., 2004. Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. Bulgarestan Journal of Plant Physiology. 30, 3-18.