

## بررسی تاثیر تنش خشکی و تغذیه برگی برخی از عناصر کم مصرف بر پارامترهای فلورسانس کلروفیل، محتوی کلروفیل، RWC، پایداری غشا و عملکرد دانه ذرت (SC704)

مرجان درویش بلوچی<sup>۱\*</sup>، فرزاد پاکنژاد<sup>۲</sup>، علی کاشانی<sup>۳</sup>، محمد رضا اردکانی<sup>۴</sup> و مهتاب درویش بلوچی<sup>۵</sup>  
دانشجوی کارشناسی ارشد، استادیار، استاد، دانشیار و دانشجوی کارشناسی ارشد  
دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه آزاد اسلامی کرج  
(تاریخ دریافت: ۸۸/۰۲/۰۸ - تاریخ تصویب: ۸۸/۱۱/۱۱)

### چکیده

به منظور بررسی اثر تغییرات فلورسانس سریع کلروفیل آزمایشی به صورت کرت های خرد شده در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی در چهار تکرار در دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج سال ۱۳۸۶ انجام شد. در این آزمایش تنش خشکی در سه سطح ۰٪، ۴۰٪ و ۷۵٪ تخلیه رطوبت قابل دسترس به عنوان فاکتور اصلی و عناصر کم مصرف در سه غلظت صفر، ۳ لیتر در هکتار، ۵ لیتر در هکتار به عنوان فاکتور فرعی در نظر گرفته شد. پارامترهای فلورسانس کلروفیل برگ و همچنین محتوی کلروفیل، RWC، پایداری غشا و عملکرد دانه در دو مرحله مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که اثر تنش خشکی در مرحله اول بر  $F_v$  و  $Chla$  در سطح احتمال ۱٪ و بر پارامترهای  $Chlb$  در سطح احتمال ۰.۵٪ معنی دار شد، در حالیکه در مرحله دوم فقط بر  $F_v$  در سطح احتمال ۰.۵٪ معنی دار بود و بر بقیه پارامترها اثر معنی داری نداشت. در مرحله اول مقایسه میانگین ها نشان دادند که با افزایش سطح تنش خشکی مقدار  $Chlb$ ،  $aChlb$ ،  $Chlab$ ،  $Fv/Fm$  و پایداری غشا کاهش و میزان  $Fv$  افزایش داشت. در مرحله دوم میانگین پارامتر  $Fv$  افزایش و  $Fv$  کاهش نشان داد. اثر تغذیه برگی در مرحله اول فقط بر  $Fv$  در سطح احتمال ۰.۵٪ و بر قابلیت هدایت الکتریکی غشا در سطح ۱٪ معنی دار شد. در مرحله دوم فقط بر  $Fv$  در سطح احتمال ۰.۵٪ معنی دار گردید. مقایسه میانگین ها نشان دادند، که با افزایش سطوح محلول پاشی، مقدار  $Fv$  در هر دو مرحله زیاد شد در حالی که از پایداری غشا کاسته شد. بررسی همبستگی ساده در مرحله اول بین  $Fv/Fm$  و  $Chla$ ،  $Chlb$ ،  $Chlab$ ،  $EC$  با عملکرد دانه همبستگی مثبت و بالا و با  $Fv$  همبستگی منفی وجود داشت. در مرحله دوم بیشترین همبستگی  $Fv/Fm$  و کمترین همبستگی با  $Fv$  وجود داشت. اثر متقابل در مرحله اول فقط بر  $EC$  در سطح ۱٪ و در مرحله دوم بر  $Fv$  در سطح ۰.۵٪ معنی دار شد. نتایج آزمایش نشان داد که پارامترهای اندازه گیری شده تحت شرایط تنش خشکی می توانند به عنوان معیاری در جهت تعیین شدت تنش باشند. همچنین  $Fv$  و  $Fv/Fm$  و  $Fv$  معيارهای مناسب تری برای ارزیابی شدت تنش می باشند.

**واژه های کلیدی:** تنش خشکی، فلورسانس کلروفیل، محتوی کلروفیل، محتوی آب نسبی، پایداری غشا.

## مقدمه

زمانی که کلیه مراکز واکنش بسته هستند، واکنش‌های فتوشیمیایی رخ نمی‌دهد و فلورسانس کلروفیل به حداقل میزان خود یعنی  $F_M$  می‌رسد. در واقع تخریبی که به وسیله نور در فتوسیستم  $\Pi$  ایجاد می‌شود عامل اصلی کاهش جذب  $CO_2$  نیست بلکه کاهش چشم‌گیر تبادلات گازی تحت شرایط تنفس خشکی و نیز کوچک شدن نسبت  $F_V/F_M$  باعث می‌شوند که مقادیر کمتری از ATP و احیاکننده‌ها مورد استفاده قرار بگیرند (Shirmard kemanshahi, 2003).

طبق گزارش Paknejad et al. (2007a) تنفس خشکی موجب کاهش فلورسانس متغیر ( $F_V$ )، فلورسانس اولیه ( $F_o$ )، عملکرد کواتنوم ( $F_V/F_M$ ) می‌شود. زمانی که  $F_V/F_M$  کاهش پیدا می‌کند مهم است که بدانیم  $F_o$  افزایش پیدا کرده و یا تغییر در اجزای دیگر موجب کاهش این نسبت شده است. افزایش در  $F_o$  نشان‌دهنده افزایش فلورسانس و انهدام یا خرابی مراکز واکنش PSII یا اختلال در انتقال انرژی الکترون جهت برانگیختگی مراکز واکنش می‌باشد. به طور کلی می‌توان گفت که بازدارندگی نوری موجب تمامی این تغییرات می‌شود. اغلب در منابع دیده می‌شود که از این تکنیک به همراه روش‌های دیگری مثل محتوی کلروفیل، محتوی رطوبت نسبی، پایداری غشا که ممکن است مقاومت به خشکی را نشان دهنده، استفاده شود میزان فلورسانس کلروفیل در مزرعه نشان‌دهنده واکنش واقعی دستگاه فتوسنتزی است که تحت شرایط طبیعی (Araus Bilger et al., 1995; Flageaa et al., 1994) بیشتر محدود شده است. (Hogah, 1994a) Pessarkil (1999) بیان می‌دارد که دوام فتوسنتز و حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنفس از جمله ساختارهای فیزیولوژیکی تحمل خشکی است. افزایش نسبت کلروفیل a به b در شرایط تنفس خشکی به واسطه تغییر در سیستم‌های فتوسنتزی در جهت تنفس کمتر فتوسیستم II به فتوسیستم I می‌باشد (Estill et al., 1991). کاهش محتوی کلروفیل تحت شرایط تنفس خشکی گزارش شده است و حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنفس خشکی به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند (Castrillo & Trujillo, 1994).

(1994) Castrillo & Trujillo نیز همبستگی مثبتی

تنش خشکی یکی از فاکتورهای محیطی محدودکننده فتوسنتز گیاهان می‌باشد (Malakuti et al., 2005) 2005 بیشتر مطالعات نشان می‌دهد که تحت شرایط تنفس خشکی، کاهش میزان فتوسنتز با اختلال در واکنش‌های بیوشیمیایی همراه می‌باشد (Graan & Havaux et al., 1998; Boyer, 1990) دو (PS II) بسیار حساس به عوامل بازدارنده محیطی بوده و تنفس خشکی موجب خسارت به مراکز واکنش PSII می‌شود. واکنش شیمیایی فتوسیستم II به شدت تحت تاثیر آب قرار می‌گیرند (Comic & Briatais, 1991; Cornuc, 1994; Kuchaki et al., 1997) خشکی و نور زیاد بر فتوسیستم دو موجب خسارت به واکنش‌های فتوشیمیایی آن دو در شرایط نور زیاد می‌شود و بر میزان بازدارندگی انتقال الکترون می‌افزاید (Giardi et al., 1996; Lauer & Boyer, 1992; Lu & et al., 2002) وقتی که روزنه‌ها به علت تنفس خشکی و یا دمای زیاد بسته می‌شوند، دی‌اکسیدکربن قابل دسترس کاهش یافته، بنابراین انتقال الکترون در اثر محدودیت دی‌اکسیدکربن کاهش می‌یابد و در نتیجه قدرت جذب ساخت محدود می‌شود (Malakuti et al., 2005; Havaux et al., 1998; Paknejad et al., 2007a) با استفاده از تکنیک فلورسانس کلروفیل می‌توان عدم توازن بین فرایند متابولیسم و تولید را ملاحظه نمود (Alidib, 1994; Araus & Hogan, 1994; Flageaa et al., 1994; Malakuti et al., 2005) پارامترهای فلورسانس کلروفیل تکنیکی ساده و غیرتخریبی بوده و سریع قابل اندازه‌گیری است (Malakuti et al., 2005) در  $F_o$  توان استفاده فتوشیمیایی از انرژی برانگیخته حداقل است و بنابراین کاهش فتوشیمیایی فلورسانس نیز حداقل می‌باشد وقتی شدت نور کافی باشد فلورسانس از مقدار  $F_o$  به حداقل مقدار خود یعنی  $F_M$  افزایش پیدا می‌کند. این افزایش نشان‌دهنده، افزایش تدریجی در عملکرد فلورسانس است و همزمان با کاهش سرعت واکنش‌های فتوشیمیایی می‌باشد. دلیل این کاهش آن است که 'QA' احیا شده است و مرکز واکنش بسته می‌باشد. در

به طور زیگزاگ از هفت نقطه زمین نمونه برداری بصورت تصادفی انجام پذیرفت. سپس نمونه‌ها با هم مخلوط گردیدند و یک نمونه مرکب به آزمایشگاه مؤسسه تحقیقات خاک و آب فرستاده شد (جدول ۱). فاکتور تنفس خشکی در سه سطح ۰/۴۰، ۰/۶۰، ۰/۷۵٪ تخلیه رطوبتی که به ترتیب  $T_1$ ,  $T_2$ ,  $T_3$  معرفی می‌شوند به عنوان فاکتور اصلی و عناصر کم مصرف در سه غلظت صفر، ۳ لیتر و ۵ لیتر در هکتار که به ترتیب با  $M_3$ ,  $M_2$ ,  $M_1$ ، معرفی می‌گردند، به عنوان فاکتور فرعی در نظر گرفته شدند و طی دو مرحله ۶ تا ۸ برگی و قبل از ظهر گل آذین نر روی گیاه محلول پاشی شد. در این آزمایش از کود Liberel با نام تجاری BMX استفاده شد که ترکیبات آن شامل بر = ۰/۰۸۷۵٪، مولیبدن = ۰/۰۲۳٪، روی = ۰/۰۶٪، مس = ۰/۱۷٪، منگنز = ۰/۳۵٪ بود. مقدار ۳۰۰ کیلوگرم در هکتار کود فسفات آمونیوم و ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار کود سولفات پتاسیم (Malakuti et al., 2005) بصورت پایه به زمین داده شد (Malakuti et al., 2005). بذرهای ذرت ضدغونی شده، در تاریخ ۸۶/۲/۲۵ بطور دستی در عمق ۳ سانتیمتر کشت شدند. در محل کاشت ۲ تا ۳ بذر قرار داده شد و پس از سبز شدن بذر در مرحله ۴ برگی بر اساس تراکم ۸۰۰۰۰ بوته در هکتار تنک گردید و ۳۰۰ کیلوگرم در هکتار کود اوره در طی دو مرحله (هر مرحله ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار) مصرف شد. کودهای مصرفی بر اساس آزمون خاک و حد بحرانی عناصر غذایی مورد نیاز در ذرت مصرف شدند (Malakuti et al., 2005). آبیاری تا زمان ۴ برگی بطور کامل برای تمام تیمارها انجام شد. به منظور اعمال تیمار تنفس خشکی در تیمارهای مختلف بلوک‌های گچی که قبلاً مورد آزمون واسنجی قرار گرفتند نصب شدند و با توجه به منحنی کالیبراسیون بلوک‌های گچی که قبلاً توسط پاکنژاد در سال ۱۳۸۴ در مزرعه دانشکده بدست آمده است (Paknejad et al., 2007b)، هر زمان دستگاه گزارش شده است. بنابراین در این پژوهش ارتباط بین عملکرد دانه با پارامترهای  $F_{V/F_M}$ ، حداقل فلورسانس ( $F_o$ )، فلورسانس متغیر ( $F_V$ ) و نصف زمان افزایش ( $F_{1/2}$ )  $F_M$  اندازه گیری شد.

جهت اندازه گیری میزان فلورسانس کلروفیل یکماه پس از گلدھی طی دو مرحله با فاصله ۲۴ روز از ساعت

را بین محتوی آب نسبی برگ (RWC)<sup>۱</sup> و غلظت کلروفیل، پروتئین و فعالیت آنزیم روبيسو مشاهده کردند.

تنفس‌های محیطی با تغییر ساختمان غشا از نظر کمیت و کیفیت اسیدهای چرب و پروتئین‌ها می‌تواند رشد گیاه را تحت تاثیر قرار دهد (Majdi heravan, 1994). با کاهش RWC برگ، اشباع نوری فتوسنتر و عملکرد کوانتموی هر دو کاهش می‌باشد. پژوهش‌های به عمل آمده نشان داده است ارقامی که تنفس یونی کمتری دارند، به خشکی متحمل ترند. در اثر آسیب‌پذیری غشای سیتوپلاسمی محتويات سلول به بیرون تراوش کرده که مقدار این خسارت را می‌توان با اندازه گیری مقدار نشت یونی تعیین نمود (Shirmard kemanshahi, 2003).

(Haghparast, 1997) گزارش کرد که، دیواره سلولی در

اثر تنفس خشکی تخریب شده و مایع سلولی و واکوئلی به داخل محیط تراوش نموده و باعث غلیظ شدن و بالا رفتن هدایت الکتریکی (EC) محلول می‌شوند. بدین ترتیب هرچه مایع غلیظتر باشد نشانه آن است که سلول‌های بیشتری تخریب شده و آن رقم مقاومت کمتری به خشکی دارد (Haghparast, 1997).

هدف از این پژوهش ارزیابی کارایی فلورسانس کلروفیل ذرت رقم (KSC704) تحت شرایط تنفس خشکی و تغذیه برگی برخی عناصر کم مصرف برای تولید دانه بوده است. بنابراین در این پژوهش ارتباط بین عملکرد دانه با پارامترهای  $F_{V/F_M}$ ، حداقل فلورسانس ( $F_o$ )، فلورسانس متغیر ( $F_V$ ) و نصف زمان افزایش ( $F_{1/2}$ )  $F_M$  اندازه گیری شد.

## مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال ۱۳۸۶ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج واقع در ماهدشت انجام شد. منطقه ماهدشت دارای اقلیم نیمه خشک و متوسط بارندگی سالانه آن ۲۷۵ میلیمتر گزارش شده است (Paknejad et al., 2007a). آزمایش بصورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی اجرا شد. از عمق ۰-۳۰ سانتی‌متری خاک

1. Relative water content

### Error! Objects cannot be created from editing field codes.

که در آن:

$PC$ = محتوی کلروفیل برگ پرچم بر حسب میلی‌گرم در مترمربع  
 $D$ = حجم استون ۰.۸۰٪ مورد استفاده  
 $A$ = مساحت برگ مورد استفاده بر حسب مترمربع  
 $ChL$ = محتوی کلروفیل بدست آمده از فرمول‌های قبلی بر حسب میلی‌گرم در لیتر است.  
 میزان محتوی رطوبت نسبی از طریق فرمول زیر بدست آمد (Kuchaki et al., 1997):

### Error! Objects cannot be created from editing field codes.

$$\begin{aligned} F_w &= \text{وزن تر برگ} \\ D_w &= \text{وزن خشک برگ} \\ S_w &= \text{وزن اشباع برگ} \end{aligned}$$

به منظور اندازه‌گیری پایداری غشای سیتوپلاسمی از برگ ۲ دیسک با مساحت یکسان و مشخص دور از محل رگبرگ‌ها تهیه گردید و سپس این دیسک‌ها در ظروف درب‌داری که محتوی محلول مانتیول با فشار اسمزی ۲۴ ساعت در محلول مانیتول غوطه‌ور ماندند و سپس مقدار قابلیت هدایت الکتریکی محلول‌ها به وسیله دستگاه میکرو EC متر در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد قرائت گردید (Habibi, 1993).

در پایان دوره رشد از خطوط ۳ و ۴ هر کرت عملکرد دانه اندازه‌گیری شد. جهت محاسبات آماری از نرم‌افزار SAS در مدل‌های ANOVA استفاده شد. مقایسه میانگین‌های تیماری با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح معنی‌داری ۵ درصد انجام گردید.

### نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که تنفس خشکی در مرحله اول نمونه برداری بر پارامتر  $F_v$ ، محتوی کلروفیل  $a$ ، محتوی کلروفیل  $ab$  و عملکرد دانه در سطح احتمال ۱٪ و بر پارامترهای  $F_m/F_v$ ، کلروفیل  $b$  در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار شد.

۱۰/۳۰ دقیقه صبح تا ساعت ۱۳/۳۰ دقیقه بعدازظهر اندازه‌گیری انجام شد. برای این منظور از دستگاه Stress meter Biomontor AB پر تابل استفاده شد که در ابتدا دو گیره مخصوص پس از اطمینان از بسته بودن دریچه‌های آنها در دو برگ کامل سوم و چهارم از بالای بوته، در ردیف دوم کاشت هر کرت، بطوریکه از رگبرگ اصلی فاصله داشتند، نصب گردیدند تا برگ‌ها در تاریکی قرار گرفته و واکنش روشنایی فتوستنت متوقف گردد و برای این منظور برگها به مدت ۳۰ دقیقه در خاموشی شدن و با استارت نمودن دستگاه نور مدوله شده ۶۹۵ نانومتر از طریق فیبر نوری به برگ تابیده شد و پارامترهای فلورسانس از قبیل فلورسانس اولیه ( $F_0$ )، حداکثر فلورسانس ( $F_M$ )، فلورسانس متغیر ( $F_V$ ) پتانسیل عملکرد ( $F_V/F_M$ ) و نصف زمان افزایش از ( $F_0$ ) تا ( $F_M$ )،  $T_{1/2}$  که بر روی صفحه نمایشگر دستگاه ظاهر گردید، یادداشت برداری شد. سطح نور (PFD سطح جریان فوتون) ۴۰۰ میکرو فوتون در متر مربع در ثانیه و زمان تابیدن نور ۵ ثانیه برای تمام تیمارها انتخاب شد. جهت اندازه‌گیری محتوی کلروفیل، برگ‌ها بعد از انتقال از مزرعه در آزمایشگاه به روش & Ferus Arkosiova (۲۰۰۱) محتوی کلروفیل اندازه گیری شد. در این روش بعد از عصاره گیری از برگ میزان نور جذب شده توسط دستگاه اسپکتروفوتومتر در طول موج‌های ۶۴۷ و ۶۶۳ نانومتر قرائت گردید و توسط فرمول‌های زیر محتوی کلروفیل محاسبه شدند:

$$\begin{aligned} ChL.a(mg\text{L}^{-1}) &= (12/25 * A_{663}) - (2/79 * A_{647}) * D \\ ChL.b(mg\text{L}^{-1}) &= (21/5 * A_{663}) - (5/1 * A_{647}) * D \\ ChL.ab(mg\text{L}^{-1}) &= (7/15 * A_{663}) + (18/71 * A_{647}) * D \end{aligned}$$

که در آن:

$ChL.a+b$ ,  $ChL.b$ ,  $ChLa$  کلروفیل  $a+b$  و مجموع کلروفیل  $a+b$  و بر حسب میلی‌گرم در لیتر،  $A$ : میزان جذب نور توسط عصاره در طول موج‌های مربوطه  $D$ : ضخامت خارجی کوت دستگاه اسپکتروفوتومتر بر حسب سانتی‌متر است.

## جدول ۱- نتایج آزمایش خاک مزرعه

عمق نمونه برداری	بافت خاک	N %	P p.p.m	K p.p.m	Ca Mg/kg	Mg mg/kg	Mo mg/kg	B mg/kg	Zn mg/kg	Cu mg/kg	Mn mg/kg	Fe mg/kg	OC %	EC	pH
cm <sup>۰-۰-۰</sup>	شنبی لومی	+۸۶	۱۱	۱۸۰	۳۷۰	۱۴۰	۱	+۸۷	۱/۵	+۶۲	۴	۴/۵	+۸۱	۳/۶۵	۷/۷

بالایی قرار داشت و بیشترین میزان پایداری غشای سیتوپلاسمی مربوط به تیمار T<sub>1</sub> بود، که با نتایج Shirmard kermanshahi (1997) و Haghparast (2003) مطابقت داشت در حالیکه میزان محتوی کلروفیل در تیمار T<sub>1</sub> با تیمار T<sub>2</sub> (تنش متوسط) اختلاف معنی داری نداشتند که احتمالاً ۶۰٪ تخلیه رطوبت قابل دسترس خاک تأثیری بر کاهش میزان کلروفیل برگ نداشته است در عوض اختلاف معنی داری بین تیمار شاهد و تنش متوسط در پایداری غشای سلول مشاهده شد بطوریکه پایداری غشا در تیمار T<sub>2</sub> بیشتر از T<sub>3</sub> بود، که نشان می دهد احتمالاً گیاه توانسته تا حد خوبی تنش متوسط را در سطح سلول کنترل نماید به طوری که نسبت به تیمار تنش شدید حدوداً ۴۵ درصد نشت یونی را کاهش داده است و از آنجایی که نشت یونی با پایداری غشای سیتوپلاسمی رابطه عکس دارد، بنابراین T<sub>2</sub> از میزان پایداری غشای بیشتری نسبت به T<sub>3</sub> برخوردار است.

در مرحله اول نمونه برداری تخلیه رطوبت قابل

مطالعه جدول مقایسه میانگین (جدول ۳) نشان داد که عملکرد دانه در تیمار شاهد  $T_1$  با مقدار ۱۱۳۹/۶۸ گرم بر مترمربع نسبت به تیمار  $T_3$  (تنش شدید) با مقدار ۲۰۰/۵۷ گرم در مترمربع برتری معنی‌داری داشته است، بطوریکه تیمار  $T_3$  به میزان ۸۲ درصد کاهش عملکرد را نشان داده است. همچنین مقایسه میانگین نشان داد که پایداری غشای سیتوپلاسمی با محظوظی کلروفیل a و ab در گروههای آماری متفاوتی قرار گرفتند، به طوری که با افزایش سطح تنفس کمترین میزان کلروفیل a و ab و میزان پایداری غشا سیتوپلاسمی مربوط به تیمار  $T_3$  (تنش شدید) می‌باشد (جدول ۳).

میزان قابلیت هدایت الکتریکی غشا و محتوی کلروفیل a، b و ab در تیمار تنش شدید نسبت به شاهد به ترتیب ۶۲، افزایش و ۳۳، ۲۳ و ۳۰ درصد کاهش را نشان داد، در حالی که مقایسه تیمار T<sub>2</sub> (تنش متوسط) با تیمار شاهد T<sub>1</sub> اختلاف معنی داری نداشتند. در شرایط آبیاری کامل (شاهد) محتوی کلروفیل برگ در سطح

جدول ۲- مقایسه میانگین و پارامترهای فلورسانس کلروفیل و محتوی کلروفیل و پایداری غشا و محتوی آب نسبی مرحله اول

## تیمار عنصر کم مصرف Microelements

M <sub>o</sub>	شاهد	• ۳۸۵ <sup>a</sup>	۱/۱۰ <sup>a</sup>	• ۷۱۲ <sup>a</sup>	۶۳۹/۵۸ <sup>a</sup>	۸۲/۹۱ <sup>a</sup>	۱۷۳/۶۲ <sup>a</sup>	۶۸/۶۳ <sup>a</sup>	۲۴۲/۱۶ <sup>a</sup>	۶۴/۷۱ <sup>a</sup>	۵۳/۷۱ <sup>b</sup>
M <sub>2</sub>	لیتر در هکتار ۳	• ۴۴۶ <sup>a</sup>	۱/۱۷ <sup>a</sup>	• ۷۲۰ <sup>a</sup>	۶۱۰/۴۶ <sup>a</sup>	۸۶/۰۴ <sup>a</sup>	۱۶۴/۶۵ <sup>a</sup>	۶۳/۲۵ <sup>a</sup>	۲۲۷/۹۰ <sup>a</sup>	۶۴/۱۲ <sup>a</sup>	۵۶/۲۰ <sup>ab</sup>
M <sub>3</sub>	لیتر در هکتار ۵	• ۴۶۳ <sup>a</sup>	۱/۱۵ <sup>a</sup>	• ۷۱۰ <sup>a</sup>	۶۰۴/۲۹ <sup>a</sup>	۸۷/۳۷ <sup>a</sup>	۱۷۶/۶۸ <sup>a</sup>	۶۸/۰۵ <sup>a</sup>	۲۵۴/۱۸ <sup>a</sup>	۶۲/۹۲ <sup>a</sup>	۷۷/۳۱ <sup>a</sup>

مسانگین‌های متعلق در هر کدام از صفاتی که دارای حداقل یک حرف مشترک هستند تفاوت معنی‌دار بر اساس آزمون دانکن مربوطه در سطح احتمال ۵ درصد ممکن باشد.

(Paknejad et al., 2007a)، که با عملکرد کوانتوم فتوسنتر خالص همبستگی بالایی دارد (Anonymous, 1993)، بنابراین کاهش  $20\%$  درصدی نسبت  $F_v/F_m$  نشانه است. کاهش میزان حفاظت نوری بوده و همچنین دلیلی است بر اینکه تنفس خشکی بر کارایی فتوسنتر اثر معنی‌داری گذاشته است. Alidib et al. (1994) بیان داشتند که کاهش کارایی مصرف فوتون به وسیله فتوسیستم II میزان بازدارندگی نوری را تحت شرایط تنفس مشخص می‌کند. همچنین Alidib et al. (1994) بیان داشتند که کاهش کارایی فتوسیستم II عمدتاً بدلیل افزایش شدید انرژی برانگیختگی در گیرنده‌های کلروفیل است.

از آنجایی که پارامتر  $F_0$  تحت سطوح مختلف تنفس خشکی معنی‌دار شد، این مسئله نشان دهنده آن است که در بین سطوح مختلف تنفس خشکی از نظر کارایی کلروفیل آتن تفاوت معنی‌داری وجود دارد (Anonymous, 1993; Wilson & Greaves, 1993) طرفی نسبت  $F_v/F_m$  در بین سطوح مختلف تنفس خشکی نیز تفاوت معنی‌داری را نشان داد، که می‌توان نتیجه گیری نمود تفاوت حاصله عملکرد دانه بین سطوح مختلف تنفس خشکی بیشتر حاصل تفاوت در عملکرد کوانتومی می‌باشد. به علت ایجاد اختلال در مسیر انتقال الکترون و تخریب بافت‌های مرتبط با فتوسنتر تحت شرایط تنفس، گیاه قادر به استفاده مطلوب از سوبسترا و انرژی نیست به همین دلیل کارایی مصرف سوبسترا و انرژی تحت چنین شرایطی به شدت کاهش می‌باید که می‌تواند دلیل کاهش عملکرد دانه تحت شرایط تنفس در آزمایش حاضر باشد (Paknejad et al., 2007a; Scantsciarnugnozza et al., 1996).

#### تأثیر تغذیه برگی عنصر کم‌صرف در مرحله اول نمونه‌برداری

نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد که تغذیه برگی کم مصرف در مرحله اول نمونه‌برداری بر پارامتر  $F_0$  در سطح احتمال  $5\%$  و بر قابلیت هدایت الکتریکی غشا در سطح ۱ درصد معنی‌دار شد و بر بقیه پارامترها اثر معنی‌داری نداشت. همچنین گروه‌بندی تیمارهای

دسترس  $75\%$  (تنش شدید) موجب کاهش چشم‌گیر محتوی کلروفیل گردید. در واقع محتوی کلروفیل برگ و پایداری غشای سیتوپلاسمی به افزایش سطوح تنفس خشکی واکنش نشان داده بطوریکه کمترین مقدار کلروفیل و بیشترین نشت یونی مربوط به تیمار تنفس شدید می‌باشد که با نتایج (Paknejad et al. 2007a) و Arus et al. (1998b) مطابقت دارد.

بررسی جدول مقایسه میانگین (جدول ۲) نشان داد که کمترین میزان  $F_0$  در مرحله اول مربوط به تیمار  $T_1$  (شاهد) و بیشترین میزان  $F_v/F_m$  مربوط به تیمار  $T_3$  (تنش شدید) می‌باشد. روند تغییرات حاصله در این مرحله با نتایج Liang et al. (1998c) Arus et al. (1998c) Zelato & Yordanov (1997) و (2005) در نتایج آنها مقدار  $F_0$  در شرایط افزایش سطوح تنفس خشکی بیشترین مقدار را نسبت به شرایط بدون تنفس دارا بود که نشان‌دهنده انهدام و تخریب مراکز واکنش Havaux et al. (1998) در شرایط تنفس خشکی بوده است. PSII (Billaud et al., 1998) بیان نمودند که تنفس خشکی به تنها یک تغییرات معنی‌داری در  $F_0$  ایجاد نمی‌کند و معمولاً تنفس گرمایی به تنها یکی و یا در ترکیب با تنفس خشکی می‌تواند موجب انهدام و یا تخریب مراکز واکنش PSII شود و در نتیجه  $F_0$  افزایش یابد، این نتایج توسط Araus et al. (1998c) و Wilson & Greaves (1993) نیز اعلام شده است. آنجاییکه تحت شرایط آزمایش در زمان نمونه‌برداری دمای محیط بالا بود احتمالاً تنفس گرمایی ایجاد شده باعث افزایش اثر تنفس خشکی و در نتیجه تخریب بیشتر مراکز واکنش PSII گردیده است.

مقدار  $F_v/F_m$  در مرحله اول با افزایش سطوح تنفس خشکی روند کاهشی نشان داد بطوریکه مقدار  $F_v/F_m$  در تیمار  $T_3$  کمترین مقدار خود را داشت و نسبت به شاهد به میزان  $20\%$  کاهش نشان داد. با توجه به اینکه مقدار  $F_m$  در مرحله اول نمونه‌برداری ارقام سطوح آبیاری تقریباً ثابت بود و در تمام سطوح تنفس در یک گروه آماری قرار گرفت بنابراین روند کاهشی مربوط  $F_v/F_m$  به کاهش  $F_0$  تحت شرایط تنفس می‌باشد. مقدار  $F_v/F_m$  نشان‌دهنده ظرفیت انتقال الکترون PSII است

اثر متقابل تنفس خشکی و تغذیه برگی عناصر ریز مغذی به جز بر قابلیت هدایت الکتریکی در سطح ۱ درصد معنی دار شد. بررسی اثرات متقابل نشان داد که تحت شرایط تنفس شدید با افزایش سطوح تغذیه برگی قابلیت هدایت الکتریکی به میزان چشمگیری افزایش یافته است به طوری که حداکثر میزان قابلیت هدایت الکتریکی در تیمار  $T_3M_3$  مشاهده شد که نسبت به شاهد یک افزایش ۶۱ درصدی را نشان داد (شکل ۱)، لذا می‌توان نتیجه گرفت که تحت شرایط تنفس شدید تغذیه برگی عناصر ریزمغذی نه تنها باعث بهبود وضعیت فتوسنتری گیاه نگردیده است، بلکه خود باعث تشدید اثرات تنفس خشکی در گیاه گردیده و با کاهش پایداری غشا سلول که خود نشانگر تخریب دیواره سلولی و مرگ سلول می‌باشد موجب ایجاد شرایط تنفس مضاعف در گیاه شده است. این نتایج با نتایج Shirmard kermanshahi (2003) مطابقت دارد.

#### همبستگی ساده بین عملکرد دانه و دیگر پارامترها در مرحله اول

ارتباط بین عملکرد دانه (GY)<sup>۱</sup> و پارامترهای سریع فلورسانس کلروفیل برگ در سطوح مختلف تنفس خشکی و تغذیه برگی عناصر ریزمغذی مورد ارزیابی قرار گرفت (جدول ۴). عملکرد دانه همبستگی منفی و بالایی با  $F_v$  نشان داد ( $r = -0.84^{**}$ ) و همچنین پارامترهای  $F_v$  ( $r = +0.93^{**}$ ) و  $F_m$  نیز ( $r = +0.93^{**}$ ) همبستگی مثبت و بالایی را با عملکرد دانه نشان دادند.

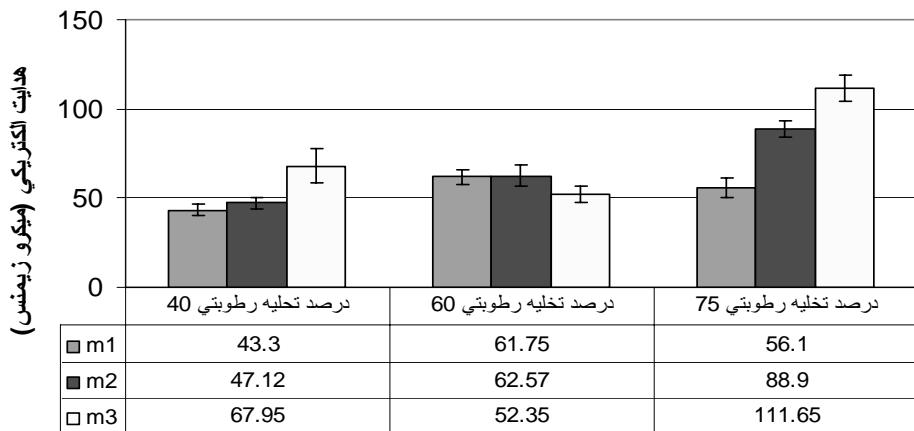
---

#### 1. Grain Yield

تغذیه برگی کم مصرف نشان داد که با افزایش سطوح تغذیه برگی میزان  $F_v$  افزایش یافت. در واقع کمترین مقدار  $F_v$  مربوط به تیمار  $M_1$  (شاهد) و بیشترین مقدار  $F_v$  مربوط به تیمار  $M_3$  (۵ لیتر در هکتار) می‌باشد که این مسئله بیان می‌کند که افزایش سطوح تغذیه برگی عناصر ریزمغذی باعث انعدام و تخریب بیشتر مراکز واکنش PSII گردیده است که این حالت معمولاً در شرایط تنفس خشکی، گرمایی و یا نوری رخ می‌دهد (Anglopoulos et al., 1996; Araus et al., 1998b; Compos, 1998). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که احتمالاً تغذیه برگی در این سطح باعث ایجاد حالت تنفس در گیاه گردیده است که در نهایت منجر به آسیب و تخریب مراکز واکنش در فتوسیستم II و در نهایت کاهش عملکرد کوانتومی می‌شود.

از طرفی بررسی مقایسه میانگین نشان داد که با افزایش سطوح تغذیه برگی عناصر کم مصرف، قابلیت هدایت الکتریکی محلول استخراج شده، به میزان چشمگیری کاهش یافت به طوری که بیشترین میزان قابلیت هدایت الکتریکی مربوط به تیمار  $M_3$  بود، که این تیمار نسبت به شاهد ( $M_1$ ) کاهش ۳۰ درصدی را نشان داد، از آنجایی که رابطه معکوسی بین قابلیت هدایت الکتریکی محلول استخراج شده و پایداری غشا وجود دارد، بنابراین بیشترین پایداری غشا مربوط به تیمار  $M_1$  (شاهد) می‌باشد، لذا می‌توان نتیجه گرفت که تغذیه برگی نه تنها موجب افزایش پایداری غشا نگردیده است، بلکه احتمالاً با اثرگذاری بر ترکیبات ساختمانی دیواره موجب تخریب بیشتر آن و نشت مواد یونی به بیرون از دیواره گشته است.

اثر متقابل تنفس خشکی و تغذیه برگی عناصر کم مصرف در مرحله اول نمونه برداری



شکل ۱- اثر متقابل تنفس خشکی و عناصر کم مصرف بر قابلیت هدایت الکتریکی مرحله اول

پارامتر  $F_v$  با  $F_v/F_m$  و محتوی کلروفیل a برگ و پایداری غشای سیتوپلاسمی به ترتیب ( $r=0.88^{**}$ ,  $r=0.66^{*}$ ), ( $r=0.73^{*}$ ) بود.  $F_v/F_m$  همبستگی مثبت و بالایی با کلروفیل a ( $r=0.81^{**}$ ), کلروفیل b ( $r=0.72^{*}$ ) و کلروفیل ab, ab ( $r=0.79^{**}$ ) و پایداری غشای سیتوپلاسمی ( $r=0.83^{**}$ ) داشت.

از آنجائی که نسبت  $F_v/F_m$  نشان‌دهنده ظرفیت انتقال الکترون PSII می‌باشد (Paknejad et al., 2007a) که با عملکرد کوانتوم فتوسنتز خالص همبستگی بالایی دارد می‌توان نتیجه گرفت که هرچه میزان محتوی کلروفیل برگ بالاتر و پایداری غشای سلول بیشتر باشد شرایط کلروفیل برای انتقال الکترون از فتوسیستم II بهتر خواهد بود و در نتیجه موجب بالا رفتن عملکرد کوانتوم فتوسنتز خالص خواهد شد; (Bilger et al., 1995; Paknejad et al., 2007a) در این حالت میزان ساخت NADPH و ATP طی واکنش‌های روشنایی فتوسنتز بیشتر شده، که در نهایت منجر به عملکرد بالاتر در گیاه می‌شود و همبستگی مثبت و بالای عملکرد دانه با  $F_v/F_m$  قابل توجیه خواهد بود. همبستگی بالای  $F_v$  نیز با محتوی کلروفیل برگ و پایداری غشای سیتوپلاسمی حاکی از آن است که شرایط برای احیای بیشتر و کامل‌تر پذیرنده الکترون (Q)<sup>1</sup> فراهم بوده و در نتیجه در جریان انتقال الکترون در واکنش مربوط به تجزیه آب در فتوسیستم II اختلالی ایجاد نشده و احیای پذیرنده الکترون (Q) بطور کامل انجام پذیرفته است که در

Araus et al. (1998c) نیز همبستگی مثبت و بالایی بین عملکرد دانه و  $F_v$  بیان داشتند در حالی که آنها بین پارامتر  $F_v/F_m$  کمترین همبستگی ( $r=0.34$ ) را با عملکرد دانه مشاهده کردند. با اینکه مقدار  $F_v$  تحت سطوح مختلف تنفس کاهش یافت اما وجود همبستگی منفی بین عملکرد دانه و  $F_v$  بیان‌گر آن است که احتمالاً بقیه فاکتورهای فلورسانس اثر بیشتری بر عملکرد دانه دارند، لذا جهت ارزیابی تحمل به تنفس خشکی صفاتی نظیر  $F_v/F_m$  که همبستگی بالایی با عملکرد دارند قابل اطمینان‌تر هستند. Zelato & Yordanov (2005) نیز معتقدند که پارامتر  $F_v/F_m$  مشخصه خوبی برای تعیین تفاوت بین شرایط کنترل و شرایط تنفس می‌باشد. همچنین Araus et al. (1998b) بیشترین همبستگی را برای  $F_v/F_m$ ,  $F_v$ ,  $F_m$  گزارش نمودند و بیان کردند که  $F_v/F_m$  کمترین همبستگی را با عملکرد دانه دارد. Paknejad et al. (2007a) بیان نمودند که بیشترین همبستگی بین  $F_v/F_m$  و  $F_v$  عملکرد دانه با پارامترهای نظیر  $F_m$  و  $F_v$  می‌باشد. Moffat et al. (1990) در آزمایشی روی گندم تحت شرایط اتاقک رشد نیز بیان نمودند که  $F_v$  با عملکرد دانه همبستگی منفی دارد. تحت شرایط آزمایش حاضر همبستگی زیادی بین  $F_v/F_m$  و  $F_v$  با عملکرد دانه Paknejad et al. (1994a) Araous & Hogan (2007a) و Zelato & Yordanov (1991) می‌باشد. (Masojidek et al., 1991) (Yordanov 2005) بیشترین همبستگی بین پارامتر  $F_v$  با تمام پارامترهای دیگر فلورسانس و محتوی کلروفیل برگ و محتوی آب نسبی و پایداری غشای سیتوپلاسمی منفی بود. همبستگی

معنی داری نداشت. بررسی جدول مقایسه میانگین (جدول ۳) نشان داد که با افزایش سطوح تغذیه برگی عناصر ریز مغذی میزان  $F_v$  نسبت به تیمار شاهد افزایش یافت بطوریکه تیمار  $M_3$  و  $M_1$  (شاهد) هر کدام در دو گروه آماری متفاوت قرار گرفتند و از آنجائی که مقدار  $F_v$  نشان دهنده فلورسانس کلروفیل آنتن از فتوسیستم I (Anonymous, 1993; Wilson & Greaves, 1993) میباشد.  $F_v$  (1993) لذا به نظر می‌رسد با توجه به معنی دار بودن  $F_v$  در سطوح مختلف تغذیه برگی عناصر ریز مغذی به میزان ۵ لیتر در هکتار باعث انهدام و تخریب بیشتر مراکز واکنش در فتوسیستم II گردیده است که این حالت معمولاً تحت شرایط تنفس خشکی، گرمایی و یا نوری رخ می‌دهد (منابع مورد تأیید مرحله اول...). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که احتمالاً تغذیه برگی در این سطح باعث افزایش حالت تنفس در گیاه گردیده است که در نهایت منجر به آسیب و تخریب مرکز واکنش فتوسیستم II گردیده است. با اینکه اثر عناصر کم مصرف بر پایداری غشای سیتوپلاسمی معنی دار نشد اما بررسی مقایسه میانگین نشان داد که پایداری غشای سیتوپلاسمی تحت تأثیر سطوح مختلف عناصر ریز مغذی در گروههای متفاوت قرار گرفتند به طوری که بیشترین پایداری غشا مربوط به تیمار  $M_1$  (شاهد) بود که کمترین میزان EC (قابلیت هدایت الکتریکی) از غشا را داشت و با افزایش سطح تغذیه برگی به  $M_2$  (۳ لیتر در هکتار) میزان پایداری غشا کمتر گردید و میزان نشت سلولی از دیواره سلول به فضای بین سلولی افزایش داشت هر چند که این اثر بر عملکرد دانه معنی دار نبود. در سطوح بالای تغذیه برگی احتمالاً اثر سمیتی که در گیاه ایجاد شده است تعادل بین عناصر شرکت کننده در دیواره سلولی را بهم زده و این مسئله باعث ایجاد حالت نشت مواد دیواره به محیط و در نهایت افزایش قابلیت هدایت الکتریکی (EC) غشا گردیده است که در شرایط تنفس این مسئله توسط محققین دیگر نیز تأیید شده است & Ebercom, 1981)

نهایت باعث افزایش کارایی کوانتموی فتوسنتز خالص می‌گردد که همبستگی مثبت و بالای  $F_v$  با عملکرد نیز نشان دهنده این مطلب است.

اثر سطوح مختلف تنفس در مرحله دوم نمونه برداری نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر تنفس خشکی در مرحله دوم فقط بر پارامتر  $F_v$  در سطح احتمال ۵٪ معنی دار بود و بر بقیه پارامترها اثر معنی داری نداشت. بررسی جدول مقایسه میانگین (جدول ۳) نشان داد که با افزایش سطوح تنفس خشکی میزان  $F_v$  بطور معنی داری زیاد شد، بطوریکه تیمار  $T_3$  نسبت به شاهد افزایش ۱۴ درصدی را در میزان  $F_v$  نشان داد، همچنین میزان  $F_v$  با افزایش سطوح تنفس خشکی کاهش داشت، بطوریکه در تیمار  $T_3$  کمترین میزان  $F_v$  نسبت به شاهد مشاهده گردید که این کاهش به میزان ۴۳٪ می‌باشد. از آنجائیکه  $F_v$  نشانگر احیای کامل پذیرنده الکترون (Q) می‌باشد، بنابراین می‌توان استنباط نمود که تنفس خشکی در انتقال الکترون به PSI اختلال ایجاد کرده است. اصولاً مقدار فلورسانس کلروفیل a در زمانی که پذیرنده الکترون Q در حالت احیا باشد زیاد است و به این دلیل مقدار  $F_v$  نیز در این حالت زیاد می‌شود اما زمانی که Q در حالت اکسید است مقدار فلورسانس کلروفیل a کم می‌باشد. در این حالت میزان  $F_v$  کاهش می‌یابد. به عبارت دیگر در شرایط تنفس، Q در حال اکسید شدن می‌باشد، بنابراین می‌توان استنباط نمود که تنفس خشکی احتمالاً در جریان انتقال الکترون در واکنش مربوط به تجزیه آب در فتوسیستم II اختلال ایجاد کرده و اثر تنفس در جریان انتقال الکترون بعد از اولین پذیرنده الکترون (Q) ناچیز بوده است که از این طریق میزان کارایی کوانتموی فتوسنتز خالص کاهش یافته است. تنفس‌های محیطی مقدار  $F_v$  را به علت ممانعت از فتوکسیداسیون PSII کاهش می‌دهند (Araous et al., 1998c; Zelato & Yordanov, 2005).

اثر تغذیه برگی عناصر کم مصرف مرحله دوم نمونه برداری بررسی تجزیه واریانس نشان داد که اثر تغذیه برگی عناصر ریز مغذی در مرحله دوم فقط بر پارامتر  $F_v$  در سطح احتمال ۵٪ معنی دار شد و بر بقیه پارامترها اثر

جدول ۳- مقایسه میانگین و پارامترهای فلورسانس کلروفیل و محتوی کلروفیل و پایداری غشا و محتوی آب نسبی مرحله دوم

پایداری غşa	محتوی	محتوی	محتوی	نصف زمان	محتوی	ظرفیت	فلورسانس	حداکثر	حداقل
-------------	-------	-------	-------	----------	-------	-------	----------	--------	-------

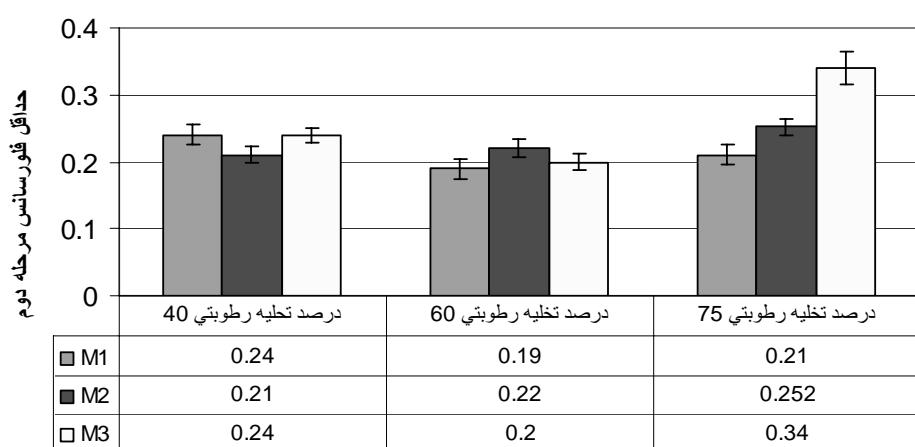
میانگین‌های متعلق در هر کدام از صفاتی که دارای حداقل یک حرف مشترک هستند فاقد تفاوت معنی‌دار بر اساس آزمون دانکن مربوطه در سطح احتمال ۵ درصد می‌باشند.

مراکز واکنش فتوسیستم II می‌باشد، کارایی سیستم فتوسنترزی را کاهش داده است، این مسئله با نتایج Araus et al. (1998c) و Paknejad et al. (2007a) و Lauer & Boyer (1992) مطابقت دارد.

بررسی همبستگی ساده بین عملکرد دانه و سایر پارامترها در مرحله دوم نمونه برداری

بررسی همبستگی بین عملکرد دانه (GY) با پارامترهای سریع فلورسانس کلروفیل برگ در مرحله دوم نشان داد که عملکرد دانه با پارامترهای  $F_M$ ,  $F_V$ ,  $F_{V/F_M}$  همبستگی ثابت و بالایی دارد به طوری که  $F_V$  ( $r=0.8^{**}$ )،  $F_M$  ( $r=0.8^{**}$ )،  $F_{V/F_M}$  ( $r=0.92^{**}$ ) و  $F_{V/F_M}$  ( $r=0.76^{*}$ ) می‌باشد (جدول ۵) و بین عملکرد دانه و  $F_0$  تحت سطوح مختلف تنش، خشکی،

اثر متقابل تنش خشکی و تغذیه برگی عناصر کم مصرف در مرحله دوم نمونه برداری اثر متقابل تنش خشکی و تغذیه برگی عناصر کم مصرف در مرحله دوم نمونه برداری فقط بر پارامتر  $F_0$  معنی دار شد. بررسی اثر متقابل نشان داد که تحت شرایط تنش شدید با افزایش سطوح تغذیه برگی پارامتر  $F_0$  به میزان چشمگیری افزایش یافته است به طوری که حداکثر میزان  $F_0$  در تیمار  $T_3M_3$  مشاهده شد که نسبت به شاهد یک افزایش ۶۱ درصدی را نشان داد (شکل ۲)، لذا می توان نتیجه گرفت که تغذیه برگی عناصر کم مصرف نه تنها باعث بهبود وضعیت فتوستزی گیاه نگردیده است بلکه خود باعث تشدید اثر تنش خشکی در گیاه گردیده و یا افزایش  $F_0$  که خود نشانگ تخریب



شکل ۲- اثر متقابل تنفس خشکی و عناصر کم مصرف بر  $F_0$  مرحله دوم

جدول ۴- ضرایب همبستگی ساده بین پارامترهای فلورسانس کلروفیل، محتوی کلروفیل، پایداری غشاء و محتوی رطوبت نسبی مرحله اول و عملکرد دانه

F0 <sub>1</sub>	FM <sub>1</sub>	FV <sub>1</sub>	FV <sub>1</sub> /FM <sub>1</sub>	T <sub>(1)1/2</sub>	RWC <sub>1</sub>	CHL <sub>a1</sub>	CHL <sub>b1</sub>	CHL <sub>(a+b)1</sub>	EC <sub>1</sub>	
-0/۸۰**	0/۳۰ ns	0/۸۴**	0/۹۳**	0/۰۳ ns	-0/۱۵ ns	0/۸۰**	0/۶۴ ns	0/۷۷*	0/۷۳*	Y1
0/۰۷ ns	-0/۷۳*	-0/۹۳**	0/۱۲ ns	-0/۱۹ ns	-0/۸۵**	-0/۸۲**	-0/۸۵**	-0/۸۴**	-0/۸۴**	F0 <sub>1</sub>
0/۵۹ ns	0/۱۸ ns	0/۶۶ ns	-0/۵۷ ns	0/۰۰ n.s.	-0/۷۰ ns	-0/۰۴ ns	-0/۱۴ ns	-0/۱۴ ns	-0/۱۴ ns	FM <sub>1</sub>
0/۸۸**	0/۲۵ ns	-0/۲۴ ns	0/۶۶*	0/۵۲ ns	0/۶۳ ns	0/۷۳*	0/۷۳*	0/۷۳*	0/۷۳*	FV <sub>1</sub>
	-0/۰۶ ns	-0/۰۲ ns	0/۸۱**	0/۷۲*	0/۷۹**	0/۸۳**	0/۸۳**	0/۸۳**	0/۸۳**	FV <sub>1</sub> /FM <sub>1</sub>
		-0/۷۱*	-0/۰۲ n.s.	-0/۱۸ ns	-0/۰۶ ns	0/۲۶ ns	0/۲۶ ns	0/۲۶ ns	0/۲۶ ns	T <sub>(1)1/2</sub>
		0/۰۸ n.s.	0/۲۶ ns	0/۱۲ ns	-0/۲۴ ns	-0/۷۷*	-0/۷۷*	-0/۷۷*	-0/۷۷*	RWC <sub>1</sub>
			0/۹۶**	0/۹۹**	0/۹۹**	0/۹۷**	0/۹۷**	0/۹۷**	0/۹۷**	CHLa <sub>1</sub>
				0/۹۷	0/۶۸*	0/۷۵*	0/۷۵*	0/۷۵*	0/۷۵*	CHL <sub>b1</sub>
										CHLa <sub>b1</sub>

\*, \*\* به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

جدول ۵- ضرایب همبستگی ساده بین پارامترهای فلورسانس کلروفیل، محتوی کلروفیل، پایداری غشاء و محتوی رطوبت نسبی مرحله دوم و عملکرد دانه

F0 <sub>2</sub>	FM <sub>2</sub>	FV <sub>2</sub>	FV <sub>2</sub> /FM <sub>2</sub>	T <sub>(2)1/2</sub>	RWC <sub>2</sub>	CHLa <sub>2</sub>	CHLb <sub>2</sub>	CHLab <sub>2</sub>	EC <sub>2</sub>	
-0/۴۷ ns	0/۸۰**	0/۹۲**	0/۷۶*	-0/۴۲ ns	-0/۰۲ ns	0/۵۸ ns	0/۴۴ ns	0/۶۰ ns	-0/۰۵ ns	Y1
0/۰۶۶ ns	-0/۰۴ ns	-0/۰۱ ns	-0/۳۸ ns	-0/۱۲ ns	-0/۰۷ ns	-0/۰۹۳**	-0/۰۱۰ ns	0/۲۴ ns	0/۲۴ ns	F0 <sub>2</sub>
0/۹۵**	0/۷۹*	-0/۷۳*	-0/۲۵ ns	0/۷۱*	-0/۰۷ ns	0/۷۱*	0/۷۱*	0/۱۳ ns	0/۱۳ ns	FM <sub>2</sub>
0/۸۲**	-0/۰۹ ns	-0/۰۲ ns	0/۷۱ ns	0/۷۱ ns	0/۰۱ ns	0/۷۱*	0/۷۱*	0/۰۴ ns	0/۰۴ ns	FV <sub>2</sub>
-0/۷۹*	-0/۰۱ ns	0/۵۱ ns	-0/۰۱ ns	0/۵۱ ns	0/۰۱ ns	0/۰۱ ns	0/۰۱ ns	0/۴۸ ns	0/۴۸ ns	FV <sub>2</sub> /FM <sub>2</sub>
	-0/۰۰۶ ns	-0/۰۲ ns	-0/۰۲ ns	-0/۰۲ ns	-0/۰۲ ns	-0/۰۲ ns	-0/۰۲ ns	-0/۰۵ ns	-0/۰۵ ns	T <sub>(2)1/2</sub>
	-0/۰۱ ns	0/۳۹ ns	-0/۰۱ ns	-0/۰۱ ns	-0/۰۱ ns	-0/۰۱ ns	-0/۰۱ ns	-0/۰۲ ns	-0/۰۲ ns	RWC <sub>2</sub>
	-0/۰۰ ns	0/۹۹**	-0/۰۰ ns	-0/۰۰ ns	-0/۰۰ ns	0/۹۹**	0/۹۹**	0/۱۴ ns	0/۱۴ ns	CHa <sub>2</sub>
		0/۰۳ ns	-0/۰۳ ns	-0/۰۳ ns	-0/۰۳ ns	0/۰۳ ns	0/۰۳ ns	-0/۳۴ ns	-0/۳۴ ns	CHb <sub>2</sub>
			0/۱۲ ns	0/۱۲ ns	0/۱۲ ns	0/۱۲ ns	0/۱۲ ns			CHab <sub>2</sub>

\*, \*\* به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

پایداری غشا منفی بود، همچنین F<sub>V</sub> همبستگی مثبت و بالایی با محتوی کلروفیل a و ab نشان داد. ارتباط F<sub>M</sub> بین F<sub>V</sub> و F<sub>M</sub> مثبت و معنی دار بود و نیز همبستگی مثبت و معنی داری با F<sub>V</sub>, F<sub>V</sub>/F<sub>M</sub> و محتوی کلروفیل a, ab و همبستگی منفی با T<sub>1/2</sub> (T<sub>1/2</sub>=0/۷۳\*) از خود نشان داد (جدول ۵).

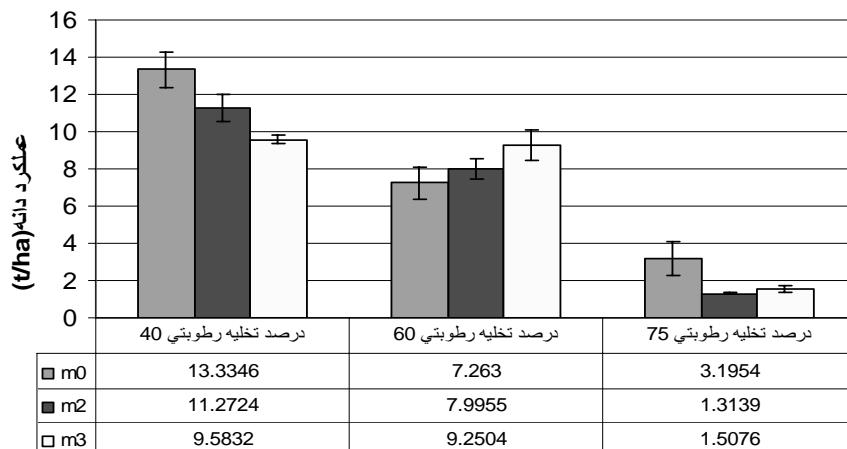
#### نتیجه گیری کلی

نتایج آزمایش نشان داد که پارامترهای اندازه گیری شده تحت شرایط تنفس خشکی می تواند به عنوان معیاری در جهت تعیین شدت تنفس باشد. همچنین F<sub>m</sub>, F<sub>v</sub> و حتی F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> معیارهای مناسب تری برای ارزیابی شدت تنفس است. از طرفی وجود همبستگی بالا بین عملکرد دانه با پارامترهای نظیر محظوظ کلروفیل و پایداری غشا، می توان نتیجه گرفت که این پارامترها نیز

در مرحله دوم نیز مثل مرحله اول کاهش نشان داد اما وجود همبستگی منفی بین عملکرد دانه و F<sub>o</sub> بیانگر اهمیت زیاد پارامتر F<sub>o</sub> بر عملکرد دانه می باشد، همچنین F<sub>o</sub>, F<sub>V</sub>/F<sub>M</sub> نظیران F<sub>V</sub>, F<sub>M</sub> (مرحله دوم) همبستگی مثبت و بالایی با عملکرد دانه نشان دادند، لذا به نظر می رسد جهت ارزیابی تحمل به تنفس خشکی پارامترهای Araus et al. قابل اطمینان تری باشند. این نتایج با نتایج Araus et al. (1998a) و Paknejad et al. (2007a) مطابقت دارد و با نتایج Moffat et al. (1990) که بیان نمودند F<sub>V</sub> با عملکرد دانه همبستگی منفی دارد و نیز با نتایج Araus et al. (1998c) که کمترین همبستگی عملکرد دانه را با F<sub>V</sub>/F<sub>M</sub> بیان نمود مقایسه شد. همبستگی F<sub>o</sub> با بقیه پارامترهای فلورسانس و نیز با محتوی کلروفیل و

سطوح تغذیه برگی اثر تنش خشکی را تشدید نموده است.

معیار خوبی برای تعیین عملکرد بالاتر تحت شرایط تنش هستند. بررسی اثر متقابل بین تنش خشکی و تغذیه برگی عناصر ریزمغذی نشان داد که افزایش



شکل ۳- اثر متقابل تنش خشکی و عناصر کم مصرف بر عملکرد دانه

## REFERENCES

- Ali-Dib, T., Monneveux, P. H., Acevedo, J. & Nachil, M. M. (1994). Evaluation of praline analysis & chlorophyll fluorescence quenching measurements as drought tolerance indicators in durum wheat (*Triticum turgidum* L. Var. *durum*). *Euphytica*, 79 (1-2), 65-73.
- Angelopoulos, K., Dichio, B. & Xiloyannis, C. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress & rewetting. *Exp Botany*, 47, 1093-1100.
- Anonymous. (1993). *An introduction to fluorescence measurements with the plant efficiency analyzer*. (PEA) Hansatech Instruments Ltd. England.
- Araus, J. L. & Hogan, K. P. (1994a). Comparative leaf structure and Patterns of photoinhibition of the neotropical palms *Scheelea zonensis* & *Socratea durissima* growing in clearing & forest understory during the dry season in Panama. *Am J Botany*, 81(6), 726-738.
- Araus, J. L., Amaro, T., Voltas, J., Nakkoul, H. & Nachit, M. M. (1998b). Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 55, 209-223.
- Araus, J. L., Amor, T., Voltas, J., Nakkoul, H. & Nachit, M. M. (1998c). Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Fild Crop Research*, 55, 209-223.
- Bilger, W., Schreiber, U. & Bock, M. (1995). Determination of the quantum efficiency of photosystemII and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*, 102(4), 425-432.
- Blum, A. & Ebercon, A. (1981). Cell Membrane Stability as a measure of Drought, Heat tolerance in wheat. *Crop Sci*, 21, 43-46
- Castrillo, M. & Trujillo, I. (1994). Ribulose-1,5-biphosphate carboxylase activity & chlorophyll & protein content in two cultivars of French bean plants under water stress & rewetting. *Photosynthetic*, 30, 175-181.
- Comic, G. & Briatais, J. M. (1991). Partitioning of photosynthetic electron flow between CO<sub>2</sub> & O<sub>2</sub> reduction in a C3 leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO<sub>2</sub> concentration & during drought stress. *Planta*, 183, 178-184.
- Compos, P. S. (1998). *Effects of water stress on photosynthetic performance and membrane integrity in Vigna spp: The role of membrane lipids in drought tolerance*. Ph. D. thesis, Universidade Nova de Lisboa, Lisboa,
- Cornuc, G. (1994). Drought stress & high light effect on leaf photosynthesis. In: Baker, N. B. & J. R. Bower (eds), *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. Oxford, UK: Bios Scientific Publishers, 297-313.
- Estill, K., Delany, R. H., Smith, W. K. & Ditterline, R. L. (1991). Water relations & productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. *Crop Sci*, 25, 345-348.

14. Ferus, P. & Arkosiova, M. (2001). Variability of chlorophyll content under fluctuating environment. *Acta fytotechnica etzootechnica*, Vol. 4, Special number. In: Proceedings of the international scientific conference on the occasion of the 55<sup>th</sup> anniversary of the Slovak agricultural university in Nitra.
15. Flageaa, Z., Pastore, B., Campanile, R. G. & Di Fonzo, N. (1994). Photochemical quenching of chlorophyll fluorescence & drought tolerance in different durum wheat (*Triticum durum*) cultivars. 1. *Agric Sci Cambridge*, 122(2), 183-192.
16. Giardi, M. T., Colia, A., Geikeo, D., Kucera, T., Masojidek, J. & Matto, A. K. (1996). Long – term drought stress induces structural & functional reorganization of photosystem II. *Planta*, 199, 118-125.
17. Graan,T. & Boyer, J. S. (1990). Very high CO<sub>2</sub> partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. *Planta*, 181, 378-384.
18. Habibi, D. (1993). *Select of Porojenies' drought and salinity resistance on germination stage of sugar beet cultivars*. M. Sc. thesis, Faculty of Agriculture and Natural Resource. Islamic Azad University. Karaj Branch. (In Farsi).
19. Haghparast, R. (1997). *Select for drought stress tolerance on Wheat cultivars*. M. Sc. thesis, Tabriz university. (In Farsi).
20. Havaux, M., Emez, M. & Lannoye, R. (1998). Selection de varietes de ble dur (*Triticum durum* Desf.) et de ble tendre (*Triticum aestivum* L.) adaptée à la sécheresse par I mesure de l extinction de la et de ble tendre (*Triticum aestivum* L.) adapté à la sécheresse par I mesure de l extinction de la fluorescence de la chlorophylle in vivo. *Agronomie*, 8(3), 193-199.
21. Kuchaki, A., Soltani, A. & Azizi, M. (1997). *Plant ecophysiology*. Mashhad's Jahad Publisher. Vol 1. P. 271. (In Farsi).
22. Lauer, M. J. & Boyer, J. S. (1992). Internal CO<sub>2</sub> measures directly in leaves: abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. *Plant Physiology*, 98, 1010-1016.
23. Liang, J., Zhang, J. & Woog, M. (1997). Can stomatal closure caused by xylem ABA explain the inhibition of leaf photosynthesis under soil drying. *Photosynthesis Research*, 51, 149-159.
24. Lu, Q., Lu, C., Zhang, J. & Kuang, T. (2002). Photosynthesis and chlorophyll a fluorescence during flag leaf senescence of field- grown wheat plants. *J Plant Physiol*, 159, 1173-1178.
25. Majidi heravan, E. (1994). Resistant physiological mechanism to environmental limited. In: Proceeding of the 3<sup>rd</sup> crop production science. (In Farsi).
26. Malakouti, M. J., Moshiri, F. & Ghaibi, M. N. (2005). *Optimum Levels of Nutrients in Soil and Some Agronomic and Horticultural Crops*. Soil and Water Research Institute. Technical Bulletin, No.405. (In Farsi)
27. Masojidek, J., Trivedi, S., Halsbaw, L., Alexiou, A. & Hall, D. O. (1991). The synergistic effect of drought and light stresses in sorghum and pearl millet. *Plant Physiology*, 96, 198-207.
28. Moffatt, J. M., Sears, R. G. & Paujsen, G. M. (1990). Wheat high temperature tolerance during reproductive growth: I. Evaluation by chlorophyll fluorescence. *Crop Sci*, 30(4), 881-885.
29. Paknejad, F., Nasri, M., Tohidi Moghadam, H. R., Zahedi, H. & Jami Alahmad, M. (2007a). Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *Journal of Biological Sciences*, 7(6), 841-847. (In Farsi).
30. Paknejad, F., Majidi Heravan, E., Nourmohammadi, GH., Siyadat, A. & Vazan, S. (2007b). Effects of drought stress on filling the grain of wheat cultivar. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, (1), 138-148. (In Farsi).
31. Pessarkli, M. (1999). *Handbook Of plant & crop stress*. Mlcea. Dekker.
32. Scantsciarnugnozza, G., Deangelis, P., Matteucci, G. & Valentini, R. (1996). Long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> in a natural *Quercus ilex* L. community. Net photosynthesis and photochemical efficiency of psn at different levels of water stress. *Plant Cell Environ*, 19 (6), 643-654.
33. Shir Mard Kermanshahi, M. (2003). *Effects of reduced irrigation stress on some morphological and physiological traits on Softflower cultivars*. M. Sc. thesis, Islamik Azad University. Karaj Branch. (In Farsi).
34. Wilson, J. M. & Greaves, J. A. (1993). Development of fluorescence based screening programs for temperature and water stress in crop plant. In: *Adaptation of food crop to temperature and water stress*. Pp.389-398, AVRDC, Shanhua, Taiwan.
35. Yang, G. P., Rhodes, D. & Joly, R. J. (1996). Effects of high temperature on membrane stability and chlorophyll fluorescence in glycinebetaine-deficient and glycinebetaine- containing maize lines. *Aust J Plant Physiol*, 23(4), 437-443.
36. Elate, Z. S. & Yordanov, I. T. (2005). *Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in Bean plants*. Department of physiology and biochemistry, Agricultural, University-plovdiv 4000 plovdiv, Bulgari.

