

ویژگی‌های مورفو - فیزیولوژیک برگ ژنوتیپ‌های لوبیا در شرایط آبیاری معمولی و تنش کمبود آب

علی اکبر قنبری^{۱*}، سید حسن موسوی^۲، اشکان عباسیان^۳ و ساسان کشاورز^۴

۱. استادیار، مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج

۲ و ۴. محقق، مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج

۳. محقق، مؤسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۷/۲۲ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۴/۲/۱۷)

چکیده

برای ارزیابی ویژگی‌های برگ ژنوتیپ‌های لوبیا، آزمایشی به صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار و با هشت ژنوتیپ انجام شد. برخی ویژگی‌های مهم مرتبط با برگ در بوته لوبیا، در دو شرایط (رژیم) آبیاری (معمول و کمبود آب) ارزیابی شد. نتایج نشان داد که کمبود آب باعث کاهش شمار برگ‌های سه‌برگچه‌ای شد و این کاهش در مرحله رویشی بیشتر از مرحله گل‌دهی بود. ژنوتیپ MCD4011 در هر دو مرحله کمترین کاهش شمار برگ متأثر از تنش را داشت. در این مراحل، ژنوتیپ COS16 به‌طور معنی‌دار شمار برگ خود را کاهش داد. زاویه برگ تحت تأثیر آبیاری قرار گرفت و بر اثر تنش کمبود آب افزایش نشان داد. لوبیاهای سفید دارای میانگین افزایش زاویه برگ بیشتری بودند. کمبود آب کاهش محسوس شاخص سطح برگ در همه ژنوتیپ‌ها را موجب شد. تنش دمای برگ را افزایش داد و واکنش ژنوتیپ‌ها از این نظر متفاوت بود. ژنوتیپ‌های WA4531-17 و KS21486 به ترتیب بیشترین وزن ویژه برگ و شاخص شادابی برگ را در هر دو شرایط به خود اختصاص دادند. همه ژنوتیپ‌ها دارای محتوای نسبی آب برگ کمتری در شرایط تنش بودند. بیشینه عملکرد کوانتومی (Fv/Fm) تحت تأثیر تنش کاهش پیدا کرد و کمترین کاهش آن مربوط به ژنوتیپ MCD4011 بود. لوبیاهای سفید در شرایط تنش کمترین میزان پرولین را داشتند. به‌طور کلی، بیشتر صفات برگ در اثر کمبود آب کاهش و میزان دمای برگ، زاویه برگ و میزان پرولین برگ به ترتیب ۲ درجه سلسیوس، ۵۹ درصد ($\alpha=24^\circ$) و ۱۰۵ درصد افزایش نشان داد.

واژه‌های کلیدی: خشکی، زاویه برگ، شاخص شادابی، عملکرد کوانتومی، محتوای نسبی آب.

مقدمه

محدودیت آب، ویژگی‌های مطلوبی هستند. یکی از اثرگذارترین‌های تنش کمبود آب در گیاهان زراعی، کاهش تولید ماده خشک و تر است. تنش کم آبی، به‌طور عمده رشد برگ و در حقیقت سطح برگ را در بیشتر گیاهان زراعی کاهش می‌دهد (Farooq et al., 2009). البته، کاهش اندازه برگ موجب کاهش دمای

گیاهان در برابر تنش کمبود آب، چندین سازگاری ظاهری (مورفولوژیک) و فیزیولوژیک در جهت ایجاد تحمل به تنش پیدا می‌کنند. تغییر در ظاهر برگ یکی از روش‌های حفظ نورساخت (فتوسنتز) در شرایط تنش خشکی است. وزن خشک و تر بیشتر گیاه تحت شرایط

یکی دیگر از ویژگی‌های مهم، وضعیت درونی گیاه از نظر آب است. محتوای نسبی آب (RWC) برگ گیاهان با افزایش سطوح تنش آبی کاهش می‌یابد. انتظار بر این است که در شرایط معمول، RWC گیاه نزدیک ۱۰۰ درصد و پتانسیل آبی متمایل به صفر باشد. اختلاف بین ارقام از نظر RWC را می‌توان برای انتخاب ژنوتیپ‌های پر محصولی که تحت تنش آبی متورم شدن (تورژسانس) یاخته‌ای خود را به طور نسبی در سطح بالا حفظ می‌کنند، به کار برد (Korir *et al.*, 2006). در ارزیابی‌های Stoyanov (2005)، تنش کمبود آبی باعث کاهش ۲۹-۳۷ درصد محتوای نسبی آب برگ‌های اولیه لوبیا شد. نتایج برخی دیگر از تحقیقات (Korir *et al.*, 2006; Lizana *et al.*, 2006) نیز گویای کاهش محتوای نسبی آب در شرایط تنش کمبود آب است. البته، این کاهش در رقم حساس، نسبت به رقم مقاوم به خشکی، بیشتر است. برگ‌ها نقش کلیدی در ساخت و انتقال مواد نورساختی گیاهان دارند. بنابراین هر گونه تغییری در این اندام‌ها ناشی از عامل‌های محیطی، منجر به تغییرات رشد و نمو و عملکرد خواهد شد. با توجه به اهمیت این اندام گیاهی، هدف از این پژوهش ارزیابی ویژگی‌های برگ سه گروه لوبیا سفید، قرمز و چیتی در دو شرایط آبیاری معمول و کمبود آب و تغییرات این ویژگی‌ها متأثر از کم‌آبی است.

مواد و روش‌ها

ماده آزمایشی و شرایط رشد گیاه

هشت ژنوتیپ لوبیا از گروه‌های مختلف سفید (WA4502-1 و WA4531-17)، قرمز (اختر، D81083 و AND1007) و چیتی (KS21486، MCD4011 و COS16) در دو شرایط آبیاری معمول (آبیاری بر اساس ۵۵-۶۰ میلی‌متر تبخیر از سطح تشتک تبخیر کلاس A) و کمبود آب (آبیاری بر اساس ۱۰-۱۱ میلی‌متر تبخیر از سطح تشتک تبخیر کلاس A) در مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر مورد بررسی قرار گرفتند. آزمایش به صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در دو سال پیاپی (۱۳۸۸ و ۱۳۸۹) اجرا شد. شرایط آبیاری در کرت‌های اصلی و ژنوتیپ‌ها در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. بذرها هر یک از ژنوتیپ‌ها

تاج‌پوش یا سایه‌انداز (کانوپی) و خنک شدن محیط رشد گیاه نیز می‌شود (White & Izquierdo, 1991). در لوبیا، کم‌آبی باعث کاهش سطح برگ هر بوته و شمار برگ‌ها شده و به کاهش رشد منجر می‌شود. در این گیاه زراعی، میزان سبزینه (کلروفیل) که رابطه مستقیمی با انباشت ماده خشک دارد، در اثر ایجاد تنش خشکی در آن کاهش می‌یابد (Rosales-Serna *et al.*, 2004). خصوصیات نورساختی (فتوسنتزی) دو رقم لوبیا در شرایط تنش خشکی توسط Wentworth *et al.* (2006) بررسی شد. در هر دو رقم، میزان سبزینه برگ همراه با سطح برگ کاهش و ضخامت برگ و شمار روزنه‌ها به ویژه در سطح روئی برگ افزایش نشان داد. de Souza *et al.* (1997) با بررسی تأثیر کمبود آب بر گیاه سویا نتیجه گرفتند که تنش شدید خشکی از طریق کاهش میزان نیتروژن و سبزینه برگ، باعث تسریع پیری برگ می‌شود. گزارش شده است تحت تنش شدید کمبود آب، کارایی کوانتومی مؤثر نظام‌نوری (فتوسیستم) $2 (\Delta F/Fm')$ در ژنوتیپ‌های لوبیا پس از هشت روز قطع آب کاهش پیدا می‌کند. در تنش بیشینه، $\Delta F/Fm'$ همه ژنوتیپ‌ها بین ۳۵ و ۴۷ درصد کاهش یافت (Santos *et al.*, 2009).

چرخش سریع و برگ‌گشت‌پذیر برگ‌ها (هلیوتروپیسم) سازوکار فیزیولوژیک مهمی در بهبود کارایی مصرف آب و نیتروژن و یا در کاهش آسیب نور شدید و دمای بالا به سامانه نورساختی گیاه به‌شمار می‌آید. بنابراین، هلیوتروپیسم صفت با ارزشی در برنامه‌های اصلاحی بهبود سازگاری لوبیا به شرایط تنش کمبود آب است (Kao *et al.*, 1994). بنابر گزارش Pastenes *et al.* (2005) هر چند که این پدیده به‌طور عمده مربوط به بوته‌های تنش‌دیده است ولی در بوته‌هایی نیز که به خوبی آبیاری می‌شوند بسته به رقم و با میزان کمتری انجام می‌شود. خورشیدگرایی (heliotropic movement) برگ لوبیا متأثر از فراهمی آب، دمای محیط، و شدت جریان فوتون است (Berg & Hsiao, 1986; Fu & Ehleringer, 1991). در یونجه، تنظیم زاویه برگچه موجب افزایش نفوذ نور به بخش پایینی سایه‌انداز و در نتیجه افزایش نورساخت سایه‌انداز شده است (Travis & Reed, 1983).

در شش خط به طول ۵ متر با فاصله ردیف ۵۰ سانتی‌متر و فاصله بوته ۵ سانتی‌متر کشت شدند.

شمار برگ در بوته، زاویه برگ و زیست‌توده برگ صفاتی مانند شمار برگ در بوته، زاویه برگ با خط افق (α)، سطح برگ و وزن تر و خشک آن بررسی شدند. شمار برگ در بوته هر ژنوتیپ در دو مرحله (پیش از گل‌دهی و گل‌دهی کامل) با شمارش برگچه‌های ده بوته تعیین شد. برای تعیین زاویه برگ، در مرحله گل‌دهی شمار پنج بوته از هر تیمار و در هر بوته دو برگچه وسطی از بالا و وسط بوته مشخص شده و زاویه آنها با سطح افق توسط نقاله مدرج تعیین شد. برای تعیین وزن تر برگ، در مرحله گل‌دهی شمار پنج بوته از هر تیمار برداشت شده و بی‌درنگ پس از جداسازی برگ‌های آنها از ساقه‌ها، وزن تر برگ‌ها توسط ترازوی دقیق توزین شد. این برگ‌ها برای تعیین شاخص سطح برگ مورد استفاده قرار گرفتند. برای این منظور، سطح همه برگ‌ها توسط سطح‌سنج برگی مدل LI-3100C بر حسب سانتی‌مترمربع اندازه‌گیری شد. سپس برگ‌ها به مدت ۴۸ ساعت و در دمای ۷۵ درجه سلسیوس خشک شده و وزن خشک برگ نیز تعیین شد.

$$RWC = \frac{FW - DW}{TW - DW} \times 100 \quad (1)$$

دمای برگ، وزن ویژه و شاخص شادابی برگ

در دو مرحله از رشد گیاه دمای برگ بوته‌های هر تیمار تعیین شد. در مراحل گل‌دهی و پر شدن نیام‌ها از هر تیمار پنج بوته به طور تصادفی تعیین و با استفاده از تفنگ فروقرمز مدل Raytek AutoPro (با فاصله ۱-۱/۵ متر از بوته‌ها و زاویه تقریبی ۳۰ درجه از سطح افق) به مرکز برگچه وسطی جمعی از بوته‌های موجود در خطوط میانی هر کرت نور تابانده شده و دمای لحظه‌ای برگ‌ها در هر یک از تیمارها ثبت شد. وزن ویژه برگ هر تیمار از نسبت وزن خشک برگ‌های هر بوته به سطح آنها بر حسب گرم بر سانتی‌مترمربع محاسبه شد. شاخص شادابی برگ نسبت بین میزان آب برگ و سطح برگ و بر حسب میلی‌گرم آب در سانتی‌مترمربع سطح برگ ($\text{mg H}_2\text{O cm}^{-2}$) است. این شاخص براساس روش Omae (2005) و بنابر رابطه ۲ تعیین شد.

$$\text{SucI} = \frac{FW - DW}{LA} \quad (2)$$

در این رابطه، FW وزن تر برگ، DW وزن خشک برگ و LA مجموع سطح برگ‌ها است.

میزان پرولین برگ

در مرحله گل‌دهی کامل، در هر تیمار شمار ده برگچه وسطی از پنج بوته برداشت شده (ساعت ۱۱-۱۳) و در فویل‌های آلومینیومی و در درون نیتروژن مایع به آزمایشگاه منتقل شدند و در فریزر ۸۰- درجه سلسیوس

شمار برگ در بوته، زاویه برگ و زیست‌توده برگ صفاتی مانند شمار برگ در بوته، زاویه برگ با خط افق (α)، سطح برگ و وزن تر و خشک آن بررسی شدند. شمار برگ در بوته هر ژنوتیپ در دو مرحله (پیش از گل‌دهی و گل‌دهی کامل) با شمارش برگچه‌های ده بوته تعیین شد. برای تعیین زاویه برگ، در مرحله گل‌دهی شمار پنج بوته از هر تیمار و در هر بوته دو برگچه وسطی از بالا و وسط بوته مشخص شده و زاویه آنها با سطح افق توسط نقاله مدرج تعیین شد. برای تعیین وزن تر برگ، در مرحله گل‌دهی شمار پنج بوته از هر تیمار برداشت شده و بی‌درنگ پس از جداسازی برگ‌های آنها از ساقه‌ها، وزن تر برگ‌ها توسط ترازوی دقیق توزین شد. این برگ‌ها برای تعیین شاخص سطح برگ مورد استفاده قرار گرفتند. برای این منظور، سطح همه برگ‌ها توسط سطح‌سنج برگی مدل LI-3100C بر حسب سانتی‌مترمربع اندازه‌گیری شد. سپس برگ‌ها به مدت ۴۸ ساعت و در دمای ۷۵ درجه سلسیوس خشک شده و وزن خشک برگ نیز تعیین شد.

شاخص کلروفیل برگ و عملکرد کوانتومی

شاخص سبزینه برگ با استفاده از ابزار سبزینه‌سنج مدل SPAD-502 (MINOLTA) اندازه‌گیری شد. برای این منظور، در هر تیمار پنج بوته و از هر بوته دو برگچه وسطی از بالا و وسط بوته انتخاب و در هر برگچه در پنج نقطه توسط سبزینه‌سنج میزان سبزینه مشخص شد و میانگین آنها به عنوان شاخص سبزینه برگ تعیین شد. جهت تعیین عملکرد کوانتومی، در سه نقطه از هر بوته (پنج بوته از هر تیمار) برگچه‌های وسطی توسط کلیپس‌های مخصوص به مدت ۳۰ دقیقه تحت تاریکی مطلق قرار گرفتند و پس از آن با استفاده از پرتوسنج یا فلورومتر (مدل OS-30، USA) میزان پرتوافشانی (فلورسانس) سبزینه ارزیابی شد.

محتوای نسبی آب برگ

پیش از آبیاری و در اواسط روز (ساعت ۱۲-۱۳)

نگهداری شدند. برابر روش Bates et al. (1973) میزان پرولین نمونه‌ها تعیین شد.

تجزیه آماری

تجزیه آماری داده‌ها بنابر روش آزمایش انجام شد. مقایسه میانگین صفات بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن و در سطح احتمال ۵ درصد انجام شد. نرم‌افزارهای SAS 9.1 و SPSS 16 برای انجام محاسبات آماری به کار رفتند.

نتایج

شمار برگ در بوته و زاویه برگ

این صفات در ژنوتیپ‌های مورد بررسی و در عامل آبیاری به طور معنی‌دار متفاوت بودند (جدول ۱). کمبود آب باعث کاهش ۱۸ درصدی شمار برگ در بوته و افزایش ۲۴ درجه‌ای زاویه برگ از خط افق شد. در شرایط آبیاری معمول، پیش از گل‌دهی در هر بوته لوبیا به‌طور میانگین بین ۲۲-۳۲ برگ تشکیل شد درحالی‌که این شمار در شرایط کم‌آبی بین ۱۸-۲۸ برگ در بوته بود. در هر دو شرایط، ژنوتیپ AND1007

بیشترین شمار برگ در مرحله رویشی را داشت. شمار برگ در مرحله گل‌دهی، در مقایسه با مرحله رویشی، حساسیت کمتری نسبت به کمبود آب نشان داد. در شرایط آبیاری معمولی و تنش‌زا، شمار برگ در مرحله گل‌دهی به ترتیب ۳۳-۶۲ و ۲۷-۵۱ برگ در بوته بود. میانگین شمار برگ انواع لوبیا قرمز در گل‌دهی، در هر دو تیمار آبیاری نسبت به دو نوع دیگر بیشتر بود. رگه MCD4011 در هر دو مرحله کمترین کاهش شمار برگ متأثر از تنش را داشت و در این مراحل، رگه COS16 کاهش قابل توجهی در شمار برگ نشان داد (جدول ۲). زاویه برگ با سطح افق در شرایط معمول آبیاری به طور میانگین ۴۱ درجه و در شرایط تنش کمبود آب ۶۵ درجه بود. بین ژنوتیپ‌ها نیز تفاوت معنی‌دار از نظر این صفت وجود داشت به طوری که در شرایط عادی زاویه برگ بین ۳۱-۵۰ درجه و در شرایط کمبود آب بین ۵۵-۷۵ درجه بود. بیشترین و کمترین درصد افزایش زاویه برگ با سطح افق متأثر از تنش مربوط به لوبیاهای قرمز D81083 و اختر بود. لوبیاهای سفید دارای میانگین افزایش زاویه برگ بیشتری بودند (جدول ۲).

جدول ۱. تجزیه واریانس صفات مورد ارزیابی در ژنوتیپ‌های لوبیا

میانگین مربعات								منابع تغییرات
درجه آزادی	شمار برگ در	شمار برگ در	زاویه برگ	وزن تر برگ	وزن خشک برگ	مساحت برگ	شاخص سطح برگ	
۱	۲۳/۰۱ ^{ns}	۳۵۱/۷۶ ^{ns}	۲۳۳/۶۴ ^{ns}	۵/۶۹ ^{ns}	۱۴/۰۳*	۲/۰۰ ^{ns}	۰/۲۷ ^{ns}	سال
۶	۱۹/۲۹	۵۰/۵۴	۴۲/۵۹	۰/۷۹	۰/۳۷	۱/۸۳	۰/۰۳	بلوک در سال
۱	۴۱/۰۶*	۹۶۴/۳۹**	۹۵۷/۵۱**	۱/۷۵ ^{ns}	۱۱/۲۸**	۱۹/۵۳**	۶/۲۷**	شرایط آبیاری
۱	۵۸/۸۸ ^{ns}	۲۹۸/۹۱ ^{ns}	۳۶/۱۳ ^{ns}	۳/۴۴ ^{ns}	۰/۰۱ ^{ns}	۴۰/۵۰**	۰/۰۲ ^{ns}	سال × شرایط آبیاری
۶	۹/۶۳	۶۳/۴۴	۱۰/۹۳	۰/۶۰	۰/۸۴	۱/۲۲	۰/۳۰	خطا
۷	۸۱/۱۴**	۷۳۵/۷۷**	۲۶۹/۰۵**	۱۰۲/۱۰**	۱۰۸/۶۲**	۲۱۷/۱۰**	۴/۳۴**	ژنوتیپ
۷	۳۴/۹۶ ^{ns}	۲۹۸/۹۱ ^{ns}	۷۶/۱۳ ^{ns}	۵۲/۳۲**	۴۳/۶۰*	۱۶۶/۲۲**	۰/۱۲ ^{ns}	سال × ژنوتیپ
۷	۱۲/۳۹ ^{ns}	۳۲/۶۳ ^{ns}	۵۰/۱۲ ^{ns}	۴/۱۳**	۳/۸۷**	۱۵/۸۸**	۰/۳۷*	ژنوتیپ × شرایط آبیاری
۷	۹/۹۰	۳۱/۹۸ ^{ns}	۳۶/۵۷ ^{ns}	۰/۷۱ ^{ns}	۰/۴۶ ^{ns}	۲۰/۴۶**	۰/۱۸ ^{ns}	سال × ژنوتیپ × شرایط آبیاری
۸۴	۱۳/۶۴	۴۶/۴۹	۲۸/۲۸	۰/۶۹	۰/۵۱	۰/۸۱	۰/۱۴	خطا
۱۲۷								کل
۱۴/۷۴								ضریب تغییرات (%)
۱۶/۶۲								
۹/۹۸								
۷/۷۹								
۳/۴۱								
۱۲/۷۸								
۱۰/۹۸								

^{ns} و * ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ادامه جدول ۱

میانگین مربعات								درجه آزادی	منابع تغییرات
میزان شاخص پرولین	وزن ویژه شاخه برگ	دمای برگ در مرحله بردن دانه	دمای برگ در مرحله گل‌دهی	محتوای نسبی آب	بیشینه عملکرد کوانتومی	میزان سبزینه			
۰/۱۱ ^{ns}	۱/۲۷ ^{ns}	۰/۰۰۵ ^{ns}	۱۶۹/۲۸ ^{**}	۱۰۷/۸۶ ^{**}	۳۳۶/۵۳ ^{**}	۰/۰۳ ^{ns}	۱۱/۶۴ ^{ns}	۱	سال
۰/۰۰۱	۰/۰۲	۰/۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۹۳	۴۲/۵۲	۰/۰۰۲	۳/۸۱	۶	بلوک در سال
۵/۰۸ [*]	۱/۲۴ [*]	۰/۰۳ ^{**}	۹۸/۷۰ ^{**}	۱۰۰/۹۹ ^{**}	۵۵۲/۷۲ ^{**}	۰/۶۷ ^{**}	۱۲۴/۶۰ ^{**}	۱	شرایط آبیاری
۰/۰۳ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۱۷/۴۷ ^{**}	۱۳/۶۶ ^{ns}	۰/۰۳ [*]	۲۵/۷۸ ^{ns}	۱	سال × شرایط آبیاری
۰/۰۲	۰/۰۰۳	۰/۰۰۵	۰/۱۱	۱/۲۹	۵/۲۹	۰/۰۰۰۲	۴/۲۷	۶	خطا
۰/۰۱ [*]	۰/۰۶ ^{**}	۰/۰۱ [*]	۱/۳۹ ^{ns}	۷/۱۶ ^{**}	۶۵/۳۱ ^{**}	۰/۰۰۱ ^{**}	۲/۳۶ ^{ns}	۷	ژنوتیپ
۰/۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۷۳ ^{ns}	۴/۶۸ ^{ns}	۰/۰۰۰۵	۰/۳۳ ^{ns}	۷	سال × ژنوتیپ
۰/۰۶ [*]	۰/۰۰۶ [*]	۰/۰۰۵ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}	۴/۲۲ [*]	۶/۴۱ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{**}	۱/۷۷ ^{ns}	۷	ژنوتیپ × رژیم آبیاری
۰/۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۱/۶۶ ^{ns}	۳/۵۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۸ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}	۷	سال × ژنوتیپ × شرایط آبیاری
۰/۰۰۵	۰/۰۰۲	۰/۰۰۱	۰/۸۸	۱/۱۶	۱۳/۳۳	۰/۰۰۰۲	۳/۳۹	۸۴	خطا
							۱۲۷		کل
۶/۳۸	۴/۸۲	۹/۳۸	۲/۶۷	۳/۱۲	۴/۹۶	۱/۹۱	۴/۶۹		ضریب تغییرات (/.)

ns * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

جدول ۲. مقایسه میانگین صفات شمار برگ در بوته و زاویه برگ

ژنوتیپ	شمار برگ در بوته		شمار برگ در بوته		زاویه برگ (درجه از سطح افق)	
	در مرحله رویشی		در مرحله گل‌دهی			
	عادی	تنش	عادی	تنش	عادی	تنش
WA4502-1	۲۹/۷۵ ab	۳۱/۱۳ abc	۵۲/۵ ab	۴۱/۲۵ b	۴۱/۰ b	۶۹/۳ abc
WA4531-17	۲۲/۸۸ dc	۲۰/۸۸ bc	۳۴/۳۸ c	۲۷/۸۸ c	۳۱/۵ c	۵۷/۰ de
Akhtar	۲۱/۸۸ d	۱۸/۳۸ c	۳۳/۸۸ c	۲۹/۸۸ c	۳۸/۵ b	۵۵/۸ e
D81083	۲۹/۶۳ ab	۲۳/۸۸ abc	۵۴/۷۵ ab	۴۶/۱۳ ab	۴۰/۰ b	۷۳/۰ ab
AND1007	۳۲/۰ a	۲۷/۰ a	۶۲/۶۳ a	۵۱/۱۳ a	۵۰/۵ a	۷۵/۸ a
KS21486	۳۱/۷۵ a	۲۵/۲۵ ab	۳۵/۶۲ c	۳۱/۰ c	۴۴/۳ ab	۶۵/۸ bcd
COS16	۲۸/۰ abc	۲۰/۶۳ bc	۴۳/۱۳ bc	۲۸/۳۸ c	۴۲/۰ b	۶۱/۵ cde
MCD4011	۲۴/۷۵ bcd	۲۳/۰ abc	۴۳/۸۸ bc	۳۹/۸۸ b	۴۰/۵ b	۶۶/۰ bcd
میانگین	۲۷/۵۸ a	۲۲/۵۲ b	۴۵/۱ a	۳۶/۹۴ b	۴۱/۰۳ b	۶۵/۵ a
	درصد کاهش/افزایش (متأثر از کم آبی)		۱۸/۳۴	۱۸/۰۹	+۵۹/۶۴	

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حرف مشابه هستند، بدون اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

در حالی که در شرایط تنش، بیشترین وزن تر و خشک برگ از ژنوتیپ AND1007 به دست آمد (جدول ۳). عامل آبیاری به طور معنی‌دار سطح برگ و شاخص سطح برگ را تحت تأثیر قرار داد. تنش کمبود آب باعث کاهش ۲۷ درصدی سطح و شاخص سطح برگ شد.

در شرایط معمول، ژنوتیپ WA4502-1 بیشترین سطح برگ و شاخص سطح برگ در مرحله گل‌دهی را داشت. در شرایط کمبود آب، ژنوتیپ AND1007

وزن تر و خشک برگ، سطح برگ و شاخص سطح برگ تنش کمبود آب به طور معنی‌دار باعث کاهش ۳۴ و ۳۱ درصدی وزن تر و خشک برگ شد (جدول ۱). بیشترین و کمترین درصد کاهش وزن تر برگ به ترتیب مربوط به WA4502-1 و KS21486 بود. کمترین کاهش وزن خشک برگ در اثر تنش، مربوط به D81083 بود. در مرحله گل‌دهی، بیشترین میزان آب برگ (وزن تر برگ) و وزن خشک برگ مربوط به ژنوتیپ WA4502-1 بود.

بیشترین سطح و شاخص سطح برگ را به خود اختصاص داد. بیشترین کاهش سطح برگ در اثر تنش مربوط به ژنوتیپ WA4502-1 بود و در نتیجه به کاهش شاخص سطح برگ نیز منجر شد (جدول ۳).

جدول ۳. مقایسه میانگین وزن تر و خشک برگ، سطح برگ و شاخص سطح برگ در مرحله گل‌دهی

ژنوتیپ	وزن تر برگ (گرم)		وزن خشک برگ (گرم)		مساحت برگ (سانتی‌متر مربع)		شاخص سطح برگ	
	معمول	تنش	معمول	تنش	معمول	تنش	معمول	تنش
WA4502-1	۱۶/۷۹ a	۸/۶۷ d	۵/۵۳ a	۲/۷۷ b	۱۲۷۷ a	۶۹۰ c	۵/۱۱ a	۲/۷۶bc
WA4531-17	۱۵/۸۳bcd	۱۱/۱۵ b	۳/۴۱ d	۲/۶۷ b	۷۰۳ e	۵۴۹ e	۲/۸۱ d	۲/۲۰de
Akhtar	۱۶/۲۰ abc	۱۱/۲۶ab	۴/۱۳ c	۳/۳۷ a	۹۳۵ c	۷۶۸ b	۳/۷۴bc	۳/۰۷ab
D81083	۱۵/۶۹ cd	۱۰/۱۱ c	۳/۲۹ d	۲/۷۴ b	۷۶۷ de	۶۱۵ d	۳/۰۷ d	۲/۴۶cd
AND1007	۱۶/۰۲ bc	۱۱/۷۶ a	۴/۷۲ b	۳/۴۳ a	۱۰۴۵ b	۸۳۶ a	۴/۱۸ b	۳/۳۵ a
KS21486	۱۱/۸۳ e	۸/۶۷ d	۲/۲۱ e	۱/۴۵ d	۴۳۷ f	۳۴۴ f	۱/۷۵ e	۱/۳۸ f
COS16	۱۶/۳۹ ab	۱۰/۵۴ c	۳/۶۰ d	۲/۱۷ c	۷۵۰ de	۵۱۷ e	۲/۰۱ d	۲/۰۷ e
MCD4011	۱۵/۳۲ d	۱۰/۱۲ c	۳/۷۸ cd	۲/۶۴ b	۸۲۰ d	۶۱۸ d	۳/۲۸cd	۲/۴۷cd
میانگین	۱۵/۵۱ a	۱۰/۲۹ b	۳/۸۳ a	۲/۶۶ b	۸۴۲ a	۶۱۷ b	۳/۳۷ a	۲/۴۷ b
درصد کاهش/افزایش (متأثر از کم آبی)	۳۳/۶۶		۳۰/۵۵		۲۶/۷۲		۲۶/۷۱	

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حرف مشابه هستند، بدون اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

میزان سبزینه و عملکرد کوانتومی

بود و ژنوتیپ WA4502-1 با کاهش ۴/۲۱ واحد در شاخص سبزینه برگ، بیشترین درصد کاهش و اخترا و MCD4011 به ترتیب با کاهش ۱/۵۸ و ۱/۷۴ واحدی این شاخص، کمترین درصد کاهش را داشتند (جدول ۴).

رژیم آبیاری تأثیر معنی‌دار بر شاخص سبزینه برگ داشت ولی تفاوت بین ژنوتیپ‌ها معنی‌دار نبود (جدول ۱). کمبود آب باعث کاهش ۶/۹ درصدی (معادل ۳ واحد) این شاخص شد. البته این درصد در بین ژنوتیپ‌ها متفاوت

جدول ۴. مقایسه میانگین شاخص سبزینه، بیشینه عملکرد کوانتومی و محتوای نسبی آب برگ در لوبیا

ژنوتیپ	میزان سبزینه (SPAD)		بیشینه عملکرد کوانتومی		محتوای نسبی آب (درصد)	
	معمول	تنش	معمول	تنش	معمول	تنش
WA4502-1	۳۹/۹۶ b	۳۷/۱۱ b	۰/۸۹۳ a	۰/۶۵۸ bc	۷۷/۲۲ abc	۷۱/۹۶ ab
WA4531-17	۴۱/۴۹ a	۳۷/۲۱ b	۰/۸۸۵ a	۰/۶۵۳ c	۷۲/۸۴ bc	۶۶/۵۷ c
Akhtar	۴۰/۵۶ ab	۳۸/۹۸ a	۰/۸۷۸ ab	۰/۶۹۰ a	۸۱/۳۶ a	۷۴/۰۳ a
D81083	۴۰/۱۵ ab	۳۷/۰۵ b	۰/۸۷۵ ab	۰/۶۵۵ c	۷۷/۰۷ abc	۶۹/۶۸ abc
AND1007	۴۰/۱۹ ab	۳۷/۴۰ ab	۰/۸۴۵ d	۰/۶۵۳ c	۷۹/۴۱ ab	۷۴/۰۴ a
KS21486	۴۰/۷۵ ab	۳۸/۵۵ a	۰/۸۶۵ bc	۰/۶۷۳ abc	۷۲/۳۹ c	۶۷/۵۸ bc
COS16	۴۱/۶۴ a	۳۷/۸۵ ab	۰/۸۴۸ cd	۰/۶۵۳ c	۷۷/۴۱ abc	۶۹/۳۳ abc
MCD4011	۴۰/۶۳ ab	۳۸/۸۹ a	۰/۸۶۵ bc	۰/۶۸۳ ab	۷۳/۶۶ bc	۷۱/۱۵ abc
میانگین	۴۰/۶۷ a	۳۷/۸۸ b	۰/۸۷ a	۰/۶۶ b	۷۶/۴۲ a	۷۰/۵۴ b
درصد کاهش/افزایش (متأثر از کم آبی)	۶/۸۶		۲۴/۱۴		۷/۶۹	

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حرف مشابه هستند، بدون اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

صفت متأثر از تنش بیش از ۲۴ درصد بود. این نسبت در همه ژنوتیپ‌ها کاهش نشان داد. در شرایط معمول،

بیشینه عملکرد کوانتومی (Fv/Fm) به‌طور معنی‌دار تحت تأثیر هر دو عامل قرار گرفت. درصد تغییرات این

میزان آب برگ را نشان داد. کمترین کاهش محتوای نسبی آب در اثر تنش مربوط به MCD4011 بود (جدول ۴).

دمای برگ، وزن ویژه و شاخص شادابی برگ

در شرایط تنش، تفاوت دمای برگ در بین ژنوتیپ‌ها معنی‌دار بود (جدول ۱). بیشترین دمای برگ مربوط به D81083 بود و خنک‌ترین برگ را رقم اختر داشت. دمای برگ تحت تنش کمبود آب حدود ۲ درجه سلسیوس افزایش یافت.

وزن ویژه برگ در هر دو عامل تفاوت معنی‌دار نشان داد (جدول ۱). با کاهش میزان آب در دسترس گیاه، وزن ویژه برگ حدود ۶ درصد کاهش یافت. در شرایط تنش، WA4531-17 بیشترین وزن ویژه را داشت. تأثیر هر دو عامل بر شاخص شادابی برگ نیز معنی‌دار بود. تنش باعث کاهش ۱۲ درصدی این شاخص شد. بیشترین کاهش شاخص شادابی در اثر کمبود آب مربوط به D81083 بود. در هر دو شرایط، KS21486 و WA4502-1 به ترتیب بیشترین و کمترین میزان شاخص شادابی برگ را داشتند (جدول ۵).

بین ژنوتیپ‌ها تفاوت معنی‌دار وجود نداشت. در این شرایط، ژنوتیپ‌های سفید در مقایسه با دیگر ژنوتیپ‌ها دارای نسبت Fv/Fm بیشتری بودند در حالی که در شرایط تنش این ژنوتیپ‌ها کاهش قابل ملاحظه‌ای نشان دادند و کمترین کاهش این نسبت مربوط به ژنوتیپ MCD4011 بود. تنش باعث تشدید پرتوافشانی برگ شد. رقم اختر کمترین میزان پرتوافشانی برگ را نشان داد. به عبارتی، این رقم بیشترین عملکرد کوانتومی را دارا و آسیب به سامانه نورساختی (نظام نوری ۲) آن نسبت به دیگر ژنوتیپ‌ها کمتر است. میانگین کاهش این نسبت در لوبیا چیتی نسبت به انواع قرمز و سفید کمتر بود (جدول ۴).

محتوای نسبی آب برگ

هر دو عامل تأثیر معنی‌دار روی محتوای نسبی آب برگ داشتند (جدول ۱). تنش کمبود آب باعث کاهش ۸ درصدی میزان آب برگ شد. تنوع ژنوتیپی در میزان RWC نیز مشاهده شد. کاهش RWC برگ ژنوتیپ‌ها بین ۳-۱۰ درصد بود. در شرایط معمول و تنش، اختر و AND1007 بیشترین محتوای نسبی آب برگ را داشتند. در شرایط تنش، رگه WA4531-17 کمترین

جدول ۵. مقایسه میانگین دمای برگ در مراحل R6 و R8، وزن ویژه برگ و شاخص شادابی برگ در لوبیا

ژنوتیپ	شاخص شادابی (میلی‌گرم بر سانتی‌مترمربع)		وزن ویژه برگ (گرم بر سانتی‌مترمربع)		دمای برگ در مرحله گل‌دهی		دمای برگ در مرحله پرشدن دانه	
	تنش	معمول	تنش	معمول	تنش	معمول	تنش	معمول
WA4502-1	۸/۶۱ e	۹/۰۸ f	۴/۰۲ c	۴/۲۸ c	۳۶/۹۸ a	۳۹/۰ ab	۳۶/۳۳ ab	۳۳/۴۵ a
WA4531-17	۱۵/۷۶ b	۱۷/۹۳ bc	۵/۰۲ a	۴/۹۵ a	۳۸/۶۸ ab	۳۶/۷۵ a	۳۵/۰۳ bc	۳۳/۷۹ a
Akhtar	۱۰/۳۴ d	۱۳/۰۱ d	۴/۴۰ bc	۴/۴۲ bc	۳۸/۶۳ b	۳۷/۵۰ a	۳۳/۴۴ d	۳۳/۲۳ a
D81083	۱۲/۷۱ c	۱۶/۳۸ c	۴/۵۳ b	۴/۲۸ c	۳۹/۶۳ a	۳۶/۸۵ a	۳۶/۷۸ a	۳۳/۶۱ a
AND1007	۱۰/۰۲ d	۱۰/۸۷ e	۴/۱۱ bc	۴/۵۱ bc	۳۹/۱۳ ab	۳۷/۴۸ a	۳۵/۵۳ abc	۳۴/۱۳ a
KS21486	۲۱/۵۲ a	۲۳/۵۶ a	۴/۱۵ bc	۴/۷۰ ab	۳۸/۳۸ b	۳۶/۵۰ a	۳۶/۵۴ a	۳۳/۸۰ a
COS16	۱۶/۳۷ b	۱۸/۱۶ b	۴/۲۳ bc	۴/۹۵ a	۳۸/۷۵ ab	۳۷/۲۳ a	۳۴/۸۰ c	۳۳/۵۴ a
MCD4011	۱۲/۵۵ c	۱۴/۱۱ d	۴/۲۱ bc	۴/۶۳ abc	۳۸/۸۳ ab	۳۷/۶۸ a	۳۴/۴۸ cd	۳۳/۱۵ a
میانگین	۱۳/۴۹ b	۱۵/۳۹ a	۴/۳۳ b	۴/۵۹ a	۳۸/۸۸ a	۳۷/۱۲ b	۳۵/۳۶ a	۳۳/۵۸ b
	۱۲/۳۵	۵/۶۶	۴/۷۴	۵/۳۰	درصد کاهش/افزایش (متأثر از کم آبی)			

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حرف مشابه هستند، بدون اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

میزان پرولین برگ

معنی‌دار تحت تأثیر قرار دادند (جدول ۱). میزان این اسید آمینه در این آزمایش در اثر کمبود آب بیش از دو

شرایط آبیاری و ژنوتیپ، میزان پرولین برگ را به طور

در حالی که این میزان در شرایط تنش‌زا با افزایش بیش از ۱۰۵ درصدی به ۱/۵۴ میکرومول بر گرم وزن تر برگ رسید. کمترین درصد افزایش پرولین در شرایط تنش مربوط به WA4502-1 بود (شکل ۱ و جدول ۶).

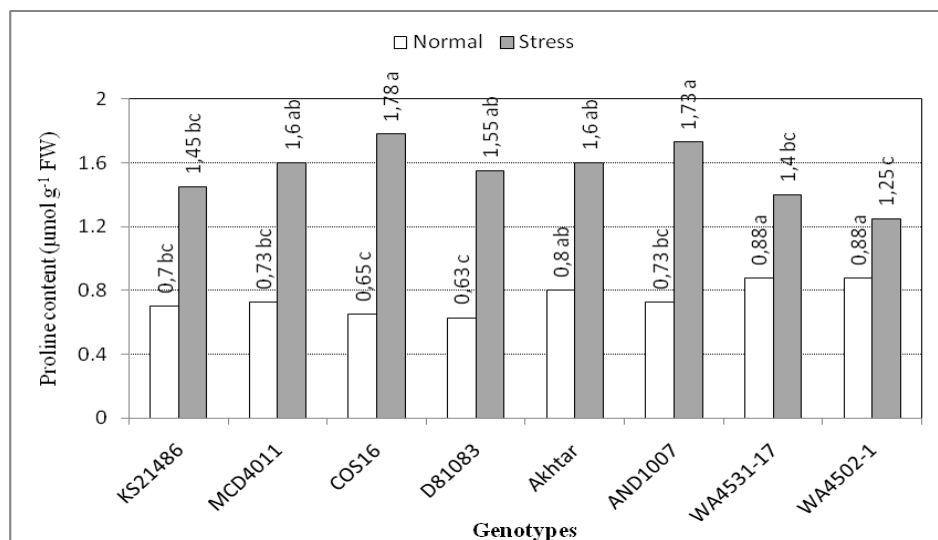
برابر شد. بیشترین میزان پرولین و درصد افزایش آن در شرایط تنش به ترتیب مربوط به COS16 و AND1007 بود. در شرایط آبیاری معمول، میانگین پرولین موجود در برگ‌ها ۰/۷۵ میکرومول بر گرم وزن تر برگ بود

جدول ۶. درصد کاهش و یا افزایش مقادیر ویژگی‌های مورد بررسی در ژنوتیپ‌ها متأثر از تنش کمبود آب در لوبیا

ژنوتیپ	شمار برگ (مرحلهٔ رویشی)	تعداد برگ (گل‌دهی)	زاویهٔ برگ*	وزن تر برگ	وزن خشک برگ	مساحت برگ	شاخص سطح برگ	میزان سبزینه
WA4502-1	۲۹/۰	۲۱/۴	+۶۸/۹	۴۸/۳۶	۴۹/۹۱	۴۵/۹۷	۴۵/۹۹	۷/۱۳
WA4531-17	۸/۷	۱۸/۹	+۸۰/۶	۲۹/۵۶	۲۱/۷۰	۲۱/۹۱	۲۱/۷۱	۱۰/۳۲
Akhtar	۲۶/۵	۱۱/۸	+۴۴/۸	۳۰/۴۹	۱۸/۴۰	۱۷/۸۶	۱۷/۹۱	۳/۹۱
D81083	۱۹/۴	۱۵/۷	+۸۲/۵	۳۵/۵۶	۱۶/۷۱	۱۹/۸۲	۱۹/۸۷	۷/۷۲
AND1007	۱۵/۶	۱۸/۴	+۵۰/۰	۲۶/۵۹	۲۷/۳۳	۲۰/۰	۱۹/۸۶	۶/۹۴
KS21486	۲۰/۵	۱۳/۰	+۴۸/۶	۲۶/۷۱	۴۳/۳۹	۲۱/۲۸	۲۱/۱۴	۵/۴۰
COS16	۲۶/۳	۳۴/۲	+۴۶/۴	۳۵/۶۹	۳۹/۷۲	۳۱/۰۷	۳۱/۲۳	۹/۱۰
MCD4011	۷/۱	۹/۱	+۶۳/۰	۳۴/۱۷	۳۰/۱۶	۲۴/۶۳	۲۴/۷۰	۴/۲۸

ژنوتیپ	بیشینهٔ عملکرد کوانتومی	محتوای نسبی آب	دمای برگ (گل‌دهی)*	دمای برگ (پرشدن دانه)*	وزن ویژهٔ برگ*	شاخص شادابی	میزان پرولین*
WA4502-1	۲۶/۳	۶/۸۱	+۸/۶	+۵/۵	۶۰/۷	۵/۱۸	+۴۲/۰
WA4531-17	۲۶/۲	۸/۶۱	+۳/۷	+۵/۳	+۱/۴۱	۱۲/۱۰	+۵۹/۱
Akhtar	۲۱/۴	۹/۰۱	+۰/۶	+۳/۰	۰/۴۵	۲۰/۵۲	+۱۰۰/۰
D81083	۲۵/۱	۹/۵۹	+۹/۴	+۷/۵	+۵/۸۴	۲۲/۴۱	+۱۴۶/۱
AND1007	۲۲/۷	۶/۷۶	+۴/۱	+۴/۴	۸/۸۷	۷/۸۲	+۱۳۷/۰
KS21486	۲۲/۲	۶/۶۴	+۸/۱	+۵/۲	۱۱/۷۰	۸/۶۶	+۱۰۷/۱
COS16	۲۳/۰	۱۰/۴۴	+۳/۸	+۴/۱	۱۴/۵۵	۹/۸۶	+۱۷۳/۸
MCD4011	۲۱/۲	۳/۴۱	+۳/۴	+۳/۱	۹/۰۷	۱۱/۰۶	+۱۱۹/۲

*: علامت + نشانهٔ افزایش مقادیر صفات متأثر از کم‌آبی است.



شکل ۱. تأثیر کمبود آب بر میزان پرولین برگ ژنوتیپ‌های لوبیا در مرحلهٔ گل‌دهی (R6)

بحث

در این آزمایش، تنش باعث کاهش شمار برگ‌های سه‌برگچه‌ای شد و این کاهش در مرحله رویشی بیشتر از مرحله گل‌دهی بود. کمبود آب باعث کاهش بیش از ۱۸ درصدی شمار برگ در بوته در دو مرحله رویشی و زایشی شد که با نتایج محققان مختلف مبنی بر این که مقادیر کم آبیاری باعث کاهش شمار برگ‌ها و در نتیجه کاهش و کندی رشد گیاه می‌شود، همخوانی دارد (Boutraa & Sanders, 2001; Nilsen & Nelson, 1998). Schurr *et al.* (2000) اظهار کردند که اگرچه کمبود آب منجر به ریزش برگ‌ها (بیشتر برگ‌های قدیمی‌تر) می‌شود، ولی در مقابل برگ‌هایی که تحت خشکی زنده می‌مانند، بیشتر برگ‌های جوان‌تر با کارایی بالاتر بوده و اغلب سرعت نورساخت بیشتری در واحد سطح برگ در مقایسه با برگ‌های هم‌سن خود در تیمارهای آبیاری شده دارند. بنابر اظهار نظر Acosta-Gallegos (1988) کاهش مساحت برگ که می‌تواند ناشی از اندازه کمتر برگ‌های جوان‌تر و نیز توقف توسعه شاخساره در حال نمو باشد، سازوکار سازشی به خشکی است.

زاویه برگ تحت تأثیر شرایط آبیاری قرار گرفت و در اثر تنش کمبود آب افزایش ۶۰ درصدی (۲۴ درجه) نشان داد که با نتایج Raeni-Sarjaz *et al.* (1997) مبنی بر این که زاویه برگ در لوبیا با کاهش میزان آب خاک به طور خطی افزایش پیدا می‌کند، همخوانی دارد. راهبرد پرهیز از کمبود آب در گیاهان در رویارویی با کمبودهای آبی کوتاه‌مدت بر اساس مهار تعرق به اجرا گذاشته می‌شود که اغلب از طریق خورشیدگریزی (Paraheliotropic movement) برگ (Pastenes *et al.*, 2005)، بستن روزنه‌ها و نظام ریشه‌ای عمیق انجام می‌شود (Nemeskeri *et al.*, 2010). زاویه‌های بیشتر برگ، تعرق و آسیب دمایی را کاهش می‌دهد چون کاهش برخورد مستقیم برگ‌ها با نور شدید را موجب می‌شود (Hopkins *et al.*, 2008).

Ehleringer *et al.* (1991) نشان دادند که در لوبیا تفاوت در کارایی تعرق ممکن است به تنوع در حرکات خورشیدگرایی برگ مربوط باشد. نتایج نشان داده‌است که برگ‌های ارقام ایستاده لوبیا در رطوبت کم خاک

دارای ویژگی خورشیدگریزی هستند، که این امر باعث افزایش کارایی مصرف آب (نسبت نورساخت به تعرق) در شرایط محدودیت آب می‌شود (Raeni-Sarjaz *et al.*, 1997). بنابر اظهار نظر Hopkins *et al.* (2008)، تنوع مشاهده شده در زاویه و ریخت ظاهری برگ بسیاری از گونه‌ها نتیجه تنوع ژنتیکی و یا واکنش‌های پلاستیک (برگشت ناپذیر) به تغییرات محیطی است. Pastenes *et al.* (2005) براین باورند که در لوبیا، محرک اصلی حرکت برگ نور است ولی از وضعیت آبی و دمای برگ نیز تأثیر می‌پذیرد.

علت کاهش میزان سبزینه در شرایط کمبود آب، تجزیه سبزینه متأثر از تنش کمبود آب گزارش شده است (Rosales-Serna *et al.*, 2004). Wang *et al.* (1999) در بررسی گیاه ذرت نتیجه گرفتند که میزان سبزینه تأثیر مستقیم اندکی بر عملکرد دانه داشت، اما تأثیر غیرمستقیم آن بر عملکرد از طریق شمار دانه در بلال و طول دوره پر شدن دانه بیشتر بود. با وجود این که در بررسی‌های پرشمار عدم تأثیر معنی‌دار تنش بر عملکرد کوانتومی نظام‌نوری ۲ مورد تأکید قرار گرفته است (Santos *et al.*, 2010; Terzi *et al.*, 2006)، ولی برخی محققان از جمله Cornic & Briantais (1991) گزارش می‌کنند که تبادل گازی نورساخت و نسبت Fv/Fm در لوبیا همراه با تنش خشکی کاهش یافته است. Zlatev & Yordanov (2004) باور دارند نظام‌نوری ۲ مقاوم به تنش کمبود آب است، ولی بنابر اظهار نظر Chakir & Jensen (1999) انتقال الکترون نورساختی از طریق این نظام‌نوری متوقف می‌شود. در آزمایش Zlatev & Yordanov (2004) نسبت Fv/Fm تغییر قابل توجهی نکرد مگر برای برگ‌های اولیه یکی از ارقام، و در همه ژنوتیپ‌ها تمایل جزئی به سمت کاهش نشان داد.

در این بررسی، RWC برگ‌ها همگی ژنوتیپ‌ها در اثر تنش کمبود آب کاهش پیدا کرد. هر چند واکنش ژنوتیپ‌ها نسبت به تنش متفاوت بود. نتایج همانندی توسط محققان دیگر (Mayek-Perez *et al.*, 2002; Korir *et al.*, 2006) در لوبیا گزارش شده است. باور براین است که کاهش RWC برگ‌ها نخست باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌شود که نتیجه آن کاهش ورود دی‌اکسیدکربن به یاخته‌های میان‌برگ (مزوفیل) و در

(2005)، تنش کمبود آبی باعث تغییرات معنی‌دار در میزان پرولین برگ‌ها شد و میزان پرولین بین ۱۹۵ درصد تا ۲۷۶ درصد افزایش نشان داد. به احتمال زیاد دلیل اینکه در برخی ژنوتیپ‌ها میزان پرولین متأثر از تنش کمبود آب تغییر چندانی نمی‌کند، تأثیر سوءافزایش بیش از حد آن برای ژنوتیپ‌های حساس است که دارای قابلیت بالای تجزیه پرولین نیستند. Yokota *et al.* (2006) نیز اظهار کردند که تجمع پرولین به شدت توسط ژن‌ها و cDNA رمزکننده زیست‌ساخت (بیوسنتز) این اسمولیت کنترل می‌شود و تنها هنگامی موفق عمل می‌کند که سرعت ساخت بر تجزیه آن چیره شود؛ با وجود این، از آنجا که میزان بسیار زیاد پرولین برای یاخته گیاهی سمی است، بنابراین تجمع آن در یاخته از حد تحمل هر رقمی فراتر نخواهد رفت. Karamanos *et al.* (1983) مشاهده کردند که افزایش میزان پرولین آزاد در ارقام گندم با سازوکار آب کشیدگی و پرهیز از خشکی مرتبط است. در واقع، ساخت پرولین با آبکافت (هیدرولیز) پروتئین در اثر کمبود آب رابطه دارد (Ashraf & Iram, 2005). Yadav *et al.* (1999) نیز گزارش کردند که در نخود میزان اسید آمینه پرولین تحت تنش خشکی افزایش می‌یابد که در ظاهر علت آن آبکافت پروتئین‌ها است، به طوری که در آزمایش Ashraf & Iram (2005) کمبود آب باعث کاهش پروتئین‌های محلول و افزایش قابل توجه پرولین آزاد در همه بخش‌های گیاه شد.

نتیجه‌گیری

به‌طور کلی، در اثر کمبود آب مقادیر صفات محتوای نسبی آب، وزن تر برگ، وزن خشک برگ، شاخص سطح برگ، شمار برگ، بیشینه عملکرد کوانتومی و شاخص شادابی برگ به ترتیب ۸ درصد، ۳۴ درصد، ۳۱ درصد، ۲۷ درصد، ۱۸ درصد، ۲۴ درصد و ۱۲ درصد کاهش یافت. در مقابل، مقادیر دمای برگ، زاویه برگ و میزان پرولین برگ به ترتیب ۲ درجه سلسیوس، ۵۹ درصد ($\alpha=24^\circ$) و ۱۰۵ درصد افزایش نشان داد. بنابر نتایج، یکی از سازگارترین ژنوتیپ‌ها AND1007 است که دارای بیشترین شمار برگ در بوته، وزن تر و خشک برگ، سطح برگ، شاخص سطح برگ و محتوای نسبی آب برگ است.

نتیجه کاهش سرعت نورساخت برگ است (Lawlor & Cornic, 2002; Baker & Rosenqvist, 2004). از سویی، بنابر نظر Tang *et al.* (2002) کاهش CO₂ نخستین تأثیر کاهش RWC نیست و به نظر می‌رسد که کاهش ساخت ATP با کاتالیز آنزیمی ATP سنتاز، نخستین تأثیر کاهش RWC خواهد بود (Tezara *et al.*, 1999) که دلیل اصلی آن اثرگذاری‌های افزایش غلظت یون‌ها (به ویژه Mg²⁺) در کلروپلاست‌ها هم‌زمان با افت RWC برگی است (Lawlor, 2002). تفاوت ژنوتیپی در RWC به احتمال مربوط به اختلاف در قابلیت جذب آب از خاک و یا قابلیت کنترل افت آب از طریق روزنه‌ها است (Sinclair & Ludlow, 1985). بنابر اظهار نظر Bayoumi *et al.* (2008)، این تفاوت ممکن است مربوط به اختلاف در قابلیت ژنوتیپ‌ها در تجمع مواد و تنظیم اسمزی برای حفظ تورم بافت و در نتیجه فعالیت‌های فیزیولوژیکی نیز باشد. بنابر گزارش Mohamed *et al.* (2002)، تغییرات RWC نشان می‌دهد که میزان تعرق بیشتر از جذب آب توسط ریشه‌ها است و ارقام حساس لوبیا در بافت برگی خود کاهش آب بیشتری در مقایسه با رقم مقاوم دارند.

در بررسی‌های پرشمار بر روی گیاهان مختلف، افزایش دمای برگ متأثر از تنش کمبود آب، پیوسته گزارش شده است (Mayek-Perez *et al.*, 2002; Pastenes *et al.*, 2005). O'Neill *et al.* (2006) دمای برگ را به عنوان شاخص بالقوه تنش آبی در گیاه مطرح کردند، چون افزایش کمبود آب در گیاه گشودگی روزنه‌ها را کاهش می‌دهد و کاهش خنک‌کنندگی تعرق و در نتیجه افزایش دمای برگ را باعث می‌شود. Endres *et al.* (2010) نیز محدودیت تعرق در اثر کمبود آب را عامل افزایش دمای برگ و همچنین دمای تاج‌پوشش گیاه گزارش کردند.

در این آزمایش، تغییرات پرولین موجود در برگ ژنوتیپ‌ها متأثر از کمبود آب قابل توجه بود. در شرایط تنش آبی، پرولین موجود در برگ ژنوتیپ‌ها بین ۴۲ درصد تا ۱۷۳ درصد افزایش یافت. گزارش شده است که در اثر خشکی، میزان پرولین در بیشتر گیاهان زراعی مانند ماش و یونجه نیز افزایش می‌یابد (Ashraf & Iram, 2005). بنابر نتایج پژوهش Stoyanov

REFERENCES

1. Acosta-Gallegos, J.A. (1988). *Selection of common bean (Phaseolus vulgaris L.) genotypes with enhanced drought tolerance and biological nitrogen fixation*. Ph. D. dissertation, Michigan State University, East Lansing.
2. Ashraf, M. & Iram, A. (2005). Drought stress induced changes in some organic substances in nodules and other plant parts of two potential legumes differing in salt tolerance. *Flora*, 200, 535-546.
3. Baker, N. R. & Rosenqvist, E. (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1607-1621.
4. Bates, L., Waldren, R. & Teare, J. (1973). Rapid determination of proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
5. Bayoumi, T. Y., Eid, M. H. & 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.
6. Berg, V. S. & Hsiao, T. C. (1986). Solar tracking: light avoidance induced by water stress in leaves of kidney bean seedlings in the field. *Crop Science*, 26, 980-986.
7. Boutraa, T. & Sanders, F. E. (2001). Influence of water stress on grain yield and vegetative growth of two cultivars of bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 187, 251-257.
8. Chakir, S. & Jensen, M. (1999). How does *Lobaria pulmoria* regulate Photosystem II during progressive desiccation and osmotic water stress? A chlorophyll fluorescence study at room temperature and at 77 K. *Physiologia Plantarum*, 105, 257-265.
9. Choudhury A. K., Karim A., Haque M., Abdul Khaliq Q., Ahmed J. U. & Hossain M. (2011). Genotypic variability in plant water status of French bean under drought stress. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 14, 17-24.
10. Cornic, G. & Briantais, J. M. (1991). Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ and O₂ reduction in a C₃ leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentration and during drought stress. *Planta*, 185, 178-84.
11. de Souza, P. I., Egli, D. B. & Brucening, W. P. (1997). Water stress during seed filling and leaf senescence in soybean. *Agronomy Journal*, 98, 807-812.
12. Ehleringer, J. R., Klassen, S., Clayton, C., Sherrill, D., Fuller-Holbrook, M., Fu, Q. & Cooper, T. A. (1991). Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in common bean. *Crop Science*, 31, 1611-1615.
13. Endres, L., de Souza, J. L., Teodoro, I., Marroquim, P. M. G., dos Santos, C. M. & de Brito, J. E. D. (2010). Gas exchange alteration caused by water deficit during the bean reproductive stage. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental*, 14, 11-16.
14. 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.
15. Fu, Q. A. & Ehleringer, J. R. (1991). Modification of paraheliotropic leaf movement in *Phaseolus vulgaris* by photon flux density. *Plant Cell and Environment*, 14, 339-343.
16. Hopkins, R., Schmitt, J. & Stinchcombe, J. R. (2008). A latitudinal cline and response to vernalization in leaf angle and morphology in *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*). *New Phytologist*, 179, 155-164.
17. Kao, W. Y., Comstock, J. P. & Ehleringer, R. (1994). Variation in leaf movements among common bean cultivars. *Crop Science*, 34, 1273-1278.
18. Karamanos, A., Drossopoulos, J. B. & Niavis, C. A. (1983). Free proline accumulation during development of two wheat cultivars with water stress. *Journal of Agricultural Science*, 100, 429-439.
19. Korir, P. C., Nyabundi, J. O. & Kimurto, P. K. (2006). Genotypic responses of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) to moisture stress conditions in Kenya. *Asian Journal of Plant Science*, 5, 24-32.
20. Kumar, A., Omae, H., Egawa, Y., Kashiwaba, K. & Shono M. (2006). Adaptation to heat and drought stresses in snap bean (*Phaseolus vulgaris*) during the reproductive Stage of development. *JARQ*, 40, 213-216.
21. Kumar A., Sharma K. D. & Kumar D. (2008). Traits for screening and selection of cowpea genotypes for drought tolerance at early stages of breeding. *Journal of Agriculture and Rural Development in the Tropics and Subtropics*, 109, 191-199.
22. Lawlor, D. W. (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomatal metabolism and the role of ATP. *Annals of Horticulture*, 89, 871-885.
23. Lawlor, D. W. & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environment*, 25, 275-294.
24. Lizana, C., Wentworth, M., Martinez, J. P., Villegas, D., Meneses, R., Murchie, E. H., Pastenes, C., Lercari, B., Vernieri, P., Horton, P. & Pinto, M. (2006). Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress. I. Effect of drought on yield and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 57, 685-697.

25. Mayek-Perez, N., Garcia-Espinosa, R., Lopez-Castaneda, C., Acosta-Gallegos, J. A. & Simpson, J. (2002). Water relations, histopathology and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during pathogenesis of *Macrophomina phaseolina* under drought stress. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 60, 185-195.
26. Mohamed, F. M., Keutgen, N., Tawfik, A. A. & Noga, G. (2002). Dehydration-avoidance responses of tepary bean lines differing in drought resistance. *Journal of Plant Physiology*, 159, 31-38.
27. Nemeskeri, E., Sardi, E., Remenyik, J., Koszegi, B. & Nagy, P. (2010). Study of the defensive mechanism against drought in French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties. *Acta Physiologiae Plantarum*, 10, 1007-1016.
28. Nielsen, D. C. & Nelson, N. O. (1998). Black bean sensitivity to water stress at various growth stages. *Crop Science*, 38, 422-427.
29. O'Neill, P. M., Shanahan, J. F. & Schepers, J. S. (2006). Use of chlorophyll fluorescence assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. *Crop Science*, 46, 681-687.
30. Omae, H. (2005). Effect of temperature shift on flowering, pod setting and pollen fertility in snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Kyushu Agricultural Research*, 67, 41-42.
31. Pastenes, C., Pimentel, P. & Lillo, J. (2005). Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *Journal of Experimental Botany*, 56, 425-433.
32. Raeini-Sarjaz, M., Barthakur, N. N. & Arnold, N. P. (1997). Leaf movement of bush bean: a biometeorological perspective. *International Journal of Biometeorology*, 40, 81-85.
33. Rosales-Serna, R., Kohashi-Shibata, J., Acosta-Gallegos, J. A., Trejo-Lopez, C., Ortiz-Cereceres, J. & Kelly, J. D. (2004). Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field Crops Research*, 85, 203-211.
34. Santos, M. G., Ribeiro, R. V., de Oliveira, R. F., Machado, E. C. & Pimentel, C. (2006). The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. *Plant Science*, 170, 659-664.
35. Santos, M. G., Ribeiro, R. V., Machado, E. C. & Pimentel, C. (2009). Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. *Biologia Plantarum*, 53, 229-236.
36. Schurr, U., Heckenberger, U., Herdel, K., Walter, A. & Feil, R. (2000). Leaf development in *Ricinus communis* during drought stress: dynamics of growth processes, of cellular structure and of sink-source transition. *Journal of Experimental Botany*, 51, 1515-1529.
37. Sinclair, T. & Ludlow, M. (1985). Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. *Australian Journal of Plant Physiology*, 12, 213-217.
38. Stoyanov, Z. Z. (2005). Effects of water stress on leaf water relations of young bean plants. *Journal of Central European Agriculture*, 6, 5-14.
39. Tang, A. C., Kawamitsa, Y., Kanechi, M. & Boyr, J. S. (2002). Photosynthetic oxygen evolution at low water potential in leaf discs lacking an epidermis. *Annals of Botany*, 89, 861-870.
40. Terzi, R., Saglam, A., Kutlu, N., Nar, H. & Kadioglu, A. (2010). Impact of soil drought stress on photochemical efficiency of photosystem II and antioxidant enzyme activities of *Phaseolus vulgaris* cultivars. *Turkish Journal of Botany*, 34, 1-10.
41. Tezara, W., Mitchell, V. J., Driscoll, S. D. & Lawlor, D. W. (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 401, 914-917.
42. Travis, R. L. & Reed, R. (1983). The solar tracking pattern in a closed alfalfa canopy. *Crop Science*, 23, 664-668.
43. Wang, G., Kang, M. S. & Moreno, O. (1999). Genetic analyses of grain-filling rate and duration in maize. *Field Crops Research*, 61, 211-222.
44. Wentworth, M., Murchie, E.H., Gray, J.E., Villegas, D., Pastenes, C., Pinto, M. & Horton, P. (2006). Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress. II: Acclimation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 57, 699-709.
45. White, J.W. & Izquierdo, J. (1991). Physiology of yield potential and stress tolerance. In Schoonhoven, A. & Voysest, O. (Eds.). *Common Beans: Research for crop improvement*, (pp. 287-382). CAB International, CIAT, Colombia.
46. Yadav, V. K., Gupta, V. & Nyflam, Y. (1999). Hormonal regulation of nitrate in gram (*Cicer arietinum*) genotypes under drought. *Indian Journal of Agricultural Science*, 69, 592-595.
47. Yokota, A., Takahara, K. & Akashi, K. (2006). Water stress. In Madhava Rao, K. V., Raghavendra, A. S., and Reddy, J. K. (Eds.). *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants*, (pp. 15-40). Springer, Netherland.
48. Zlatev, Z. S. & Yordanov, I. T. (2004). Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 30, 3-18.