

تأثیر تنش خشکی در مراحل مختلف رشدی بر شاخص‌های رشد نخود (*Cicer arietinum* L.) در شرایط گلخانه

سیدرضا امیری ده‌احمدی^{۱*}، مهدی پارسا^۲، احمد نظامی^۲ و علی گنجعلی^۲

۱- دانشجوی دکتری اکولوژی گیاهان زراعی، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد

۲- اعضای هیأت علمی دانشکده کشاورزی و اعضای پیوسته گروه پژوهشی بقولات پژوهشکده علوم گیاهی، دانشگاه فردوسی مشهد

تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۰۴/۲۷

تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۰۲/۱۵

چکیده

به منظور بررسی تأثیر تنش خشکی در مراحل مختلف رشدی نخود رقم جم، آزمایشی در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار انجام شد. تنش خشکی از طریق قطع آبیاری تا زمان رسیدن رطوبت خاک به ۲۰ درصد ظرفیت زراعی در مراحل گیاهچه‌ای، رشد سریع، گلدهی، غلاف‌دهی و دانه‌بستن اعمال شد. در این آزمایش، عملکرد دانه در تک‌بوته و شاخص‌های رشد شامل وزن خشک تجمعی، سطح برگ در بوته، سرعت رشد گیاه، سرعت رشد نسبی، سرعت فتوسنتز خالص، نسبت سطح برگ و سطح ویژه برگ در طول دوره رشد، اندازه‌گیری شدند. نتایج، مؤید حساسیت شدید گیاه نخود به تنش خشکی در مرحله گلدهی بود. تنش خشکی در مرحله گلدهی باعث کاهش وزن (عملکرد) دانه در بوته، وزن خشک تجمعی، سرعت رشد نسبی، سرعت رشد گیاه، سرعت فتوسنتز خالص و افزایش نسبت سطح برگ و سطح ویژه برگ شد. در این آزمایش، مرحله دانه‌بستن کمترین حساسیت را به تنش خشکی نشان داد. وقوع تنش در مراحل گیاهچه‌ای و رشد سریع باعث افزایش سرعت رشد گیاه و سرعت رشد نسبی در انتهای دوره رشد گیاه شد.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، شاخص‌های رشد، نخود (*Cicer arietinum* L.)

مقدمه

نخود، محصولی است که در سرتاسر دنیا کشت می‌شود و به شرایط آب و هوایی متفاوت از معتدل تا گرم و از مرطوب تا خشک سازگار است. خصوصیات هم‌چون توانایی تثبیت نیتروژن، ریشه‌دهی عمیق و استفاده مؤثر از نزولات جوی سبب شده است که این گیاه نقش مهمی در ثبات تولید نظام‌های زراعی در کشاورزی پایدار ایفا نماید. در برخی نقاط دنیا نیز جایگزینی حبوبات به جای آیش در سیستم‌های زراعی گندم- آیش با موفقیت‌های مطلوبی همراه بوده است (Gangali et al., 2008). نخود به عنوان سومین محصول در بین حبوبات در جهان و اولین محصول در غرب آسیا و شمال آفریقا مطرح است (Xia, 1997; Soltani, 2001; Malhotra, 2002). این گیاه، یک محصول دانه‌ای مهم در نظام‌های کشاورزی دیم این مناطق به‌شمار می‌رود (Silim, 1993). در ایران نیز نخود، مهم‌ترین گیاه از گروه حبوبات است و بیش از ۵۰ درصد از سطح زیرکشت حبوبات را به خود اختصاص می‌دهد (Soltani, 2001). ایران در مقیاس جهانی پس از هند، پاکستان و ترکیه،

بیشترین سطح زیرکشت و عملکرد را دارد. از آنجا که بیش از ۹۰ درصد کشت نخود در کشور به صورت دیم انجام می‌شود و هر چند که مقاومت نخود به خشکی بیشتر از سایر حبوبات سرما دوست است (Leport et al., Gordner et al., 1985; 1999) ولی تنش خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل کاهش عملکرد در این گیاه محسوب می‌شود (Kashiwagi, 2006)، که این کاهش از ریزش غلاف‌ها ناشی می‌شود. در این مورد غلاف‌ها زمانی شروع به ریزش می‌کنند که پیری برگ‌ها در اثر تنش کمبود آب آغاز شده باشد (Siddique, 2000). اصولاً کاهش عملکرد دانه ناشی از تنش خشکی، به علت اثرات منفی این تنش بر روی سطح برگ، فتوسنتز پوشش گیاهی، سرعت رشد محصول و اجزای عملکرد می‌باشد (Pannu & Singh, 1993).

در بخش وسیعی از اراضی زیرکشت نخود که زمستان معتدل دارند، کشت پاییزه نخود رایج است و در مناطق با زمستان سرد و مناطق مرتفع نخود به صورت بهاره کشت می‌شود. از آنجا که مقدار و پراکنش بارندگی در پاییز و بهار متغیر است، وقوع تنش خشکی در همه مراحل رشد رویشی و زایشی محتمل است (Serraj, 2004; Kashiwagi, 2006).

* نویسنده مسئول: پست الکترونیک: amirseyedreza86@gmail.com

عبارتند از: سرعت رشد محصول^۱ (CGR)، سرعت رشد نسبی^۲ (RGR)، سرعت جذب خالص^۳ (NAR)، شاخص سطح برگ^۴ (LAI)، دوام سطح برگ^۵ (LAD)، نسبت سطح برگ^۶ (LAR)، سطح ویژه برگ^۷ (SLA) و وزن مخصوص برگ^۸ (SLW).

در این تحقیق، تأثیر تنش خشکی در مراحل رشدی مختلف گیاه نخود بر عملکرد دانه و شاخص‌های رشد مورد بررسی قرار گرفته است.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی اثر تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی نخود، آزمایشی در شرایط گلخانه در محل گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد در نیمه دوم فروردین ۱۳۸۷ اجرا گردید. آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار انجام شد. این آزمایش در گلدان‌های با محتوای ۵ کیلوگرم خاک باغچه که دارای قطر ۲۲ سانتی‌متر و ارتفاع ۱۸ سانتی‌متر بودند، انجام شد. نوع رقم نخود، جم (رقم رایج کشور و مقاوم به آفات و بیماری‌ها) و عمق کاشت، ۵ سانتی‌متر و تراکم گیاهان در هر گلدان، سه بوته بود. بذور قبل از کاشت با قارچ‌کش بنومیل (۲ در هزار) ضدعفونی شدند. برای تهیه خاک، خاک‌ها ابتدا از الک ۲ میلی‌متری عبور داده شدند. با استفاده از محاسبات، تعیین مقدار آب در خاک خشک نسبت به ظرفیت مزرعه انجام شد. برای تعیین تیمارهای مقادیر آب در هر گلدان ابتدا مقدار ۴۰۰۰ گرم خاک در داخل آن در درجه حرارت ۱۰۳ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد و پس از ۴۸ ساعت توزین شد و وزن خاک خشک تعیین شد. سپس خاک خشک شده در گلدانی ریخته شده و به آرامی و تا حد اشباع آب به آن اضافه شد و پس از خارج شدن کامل آب ثقلی، گلدان توزین شد و 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. سپس تعداد ۱۱۶ گلدان آماده گردید و درون هر کدام ۵ کیلوگرم خاک آماده شده، ریخته شد. برای تیمار شاهد و تنش گیاهچه‌ای هر

(Soltani, 2001). تنش خشکی متناوب در اثر قطع متناوب بارندگی‌های پاییزه حادث می‌شود و تنش خشکی انتهایی به سبب توقف زود هنگام بارندگی‌های بهاره به وقوع می‌پیوندد. در نواحی مدیترانه‌ای، گیاهان کشت شده در پاییز یا زمستان در دوره رشد رویشی خود تحت تأثیر تنش خشکی متناوب قرار گرفته و در مرحله رشد زایشی با تنش خشکی انتهایی مواجه می‌شوند. وقوع این تنش‌ها کاهش عملکرد نخود را در پی دارد (Gangali et al., 2008).

بر اساس مطالعات انجام شده، بین عوامل مختلف ایجادکننده تنش در نخود مانند بیماری، آفت، علف‌های هرز، خشکی، غرقابی، شوری و سرما، عامل خشکی به تنهایی ۴۵ درصد از عملکرد دانه را می‌کاهد (Gangali et al., 2008). کاهش جهانی عملکرد نخود که ناشی از تنش خشکی است، ۳/۷ میلیون تن برآورد شده است و پیش‌بینی می‌شود ۲/۱ میلیون تن آن را بتوان از طریق بهبود روش‌های به‌زراعی، به‌کارگیری روش‌های اصلاحی و استفاده از ارقام متحمل به خشکی جبران کرد (Ne smith & Richie, 1992). دستیابی به هر کدام از روش‌های فوق نیازمند شناخت واکنش‌ها و رفتارهای گیاه در مواجهه با تنش خشکی است و از آنجا که مدت و شدت تنش خشکی و همچنین زمان وقوع آن بسیار متغیر است، لذا بررسی‌های گسترده‌ای لازم است تا واکنش‌ها و رفتارهای گیاه در مواجهه با این تنش‌ها و نیز روند رشد و نمو گیاه پس از وقوع تنش مورد ارزیابی قرار گیرد. شناخت و بررسی شاخص‌های رشد در تجزیه و تحلیل عوامل مؤثر بر عملکرد و اجزای آن از اهمیت زیادی برخوردار است (Gordner et al., 1985) و میزان هر یک از این شاخص‌ها را در عملکرد نهایی مشخص می‌سازد.

تجزیه و تحلیل کمی رشد، روشی است برای توجیه و تفسیر واکنش‌های گیاه نسبت به شرایط محیطی مختلف که گیاه در طول دوره حیات خود با آنها مواجه می‌گردد. به کمک این روش، شناخت بهتری از چگونگی انتقال مواد ساخته شده فتوسنتزی به اندام‌های مختلف و انباشت آنها از طریق اندازه‌گیری ماده خشک تولید شده در طول فصل رشد گیاه به دست می‌آید (Ghasemi golozani, 1997). روش‌هایی که برای تعیین اجزای رشد محصول مورد استفاده قرار می‌گیرند تحت عنوان شاخص‌های رشد معرفی می‌شوند (Koller et al., 1980). آنالیز رشد، روش بسیار مهمی در تجزیه و تحلیل کمی رشد و نمو گیاه و همچنین تولید محصول است که اهمیت و کاربرد آن مورد تأکید قرار گرفته است. عمده‌ترین کمیت‌هایی که در تجزیه و تحلیل رشد گیاهی مورد استفاده قرار می‌گیرند

¹ Crop Growth Rate

² Relative Growth Rate

³ Net Assimilation Rate

⁴ Leaf Area Index

⁵ Leaf Area Duration

⁶ Leaf Area Ratio

⁷ Specific Leaf Area

⁸ Specific Leaf Weight

محاسبه شاخص‌های رشد

از آنجا که بوته‌های نخود در گلدان و در شرایط گلخانه رشد کردند، شاخص‌های رشد بر اساس تک‌بوته محاسبه شدند و به دلیل ثابت بودن دما در شرایط گلخانه به جای استفاده از درجه-روز رشد از تقویم زمانی روز پس از سبز شدن استفاده شد. برای تعیین تغییرات میزان سطح برگ در بوته، سرعت رشد گیاه، سرعت رشد نسبی، سرعت اسیمیلاسیون خالص، نسبت سطح برگ و سطح ویژه برگ به ترتیب از روابط زیر استفاده شد:

$$\begin{aligned} LAI &= [(LA_2 + LA_1) / 2] (1/\text{plant}) \\ CGR &= (W_2 - W_1) / (T_2 - T_1) \text{plant} \\ RGR &= (\ln W_2 - \ln W_1) / (T_2 - T_1) \\ NAR &= [(\ln W_2 - \ln W_1) / (T_2 - T_1)] [(\ln LA_2 - \ln LA_1) / (LA_2 - LA_1)] \\ LAR &= (LA_1 / W_1 + LA_2 / W_2) / 2 \\ SLA &= (LA_1 / LW_1 + LA_2 / LW_2) / 2 \end{aligned}$$

در روابط فوق LA سطح برگ (سانتی‌متر مربع)، LW وزن خشک برگ (گرم)، W وزن خشک گیاه (گرم)، T زمان نمونه برداری و Plant به ازای تک‌بوته می‌باشند. در این پژوهش برای رسم نمودارها از نرم‌افزار Excel استفاده شد. تجزیه آماری توسط نرم‌افزار SAS انجام شد. برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون چنددامنه‌ای دانکن استفاده شد. تمام صفات در طول آزمایش بر اساس واحد تک‌بوته اندازه‌گیری شدند.

نتایج و بحث

عملکرد دانه در بوته

اثر تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر عملکرد دانه در بوته، معنی‌دار بود (جدول ۱). بیشترین عملکرد دانه در بوته مربوط به تیمارهای شاهد (۳/۵ گرم در بوته)، تنش در مرحله گیاهچه‌ای (۳/۵ گرم در بوته) و رشد سریع (۳/۴ گرم در بوته) بود که اختلاف معنی‌داری ($P < 0.05$) نداشتند (شکل ۱). کمترین عملکرد تک‌بوته مربوط به تنش در مرحله گلدهی (۰/۸ گرم در بوته) بود (شکل ۱). به نظر می‌رسد در تیمارهای تنش گیاهچه‌ای و رشد سریع، گیاه با کاهش رشد رویشی، مواد فتوسنتزی را به جای اندام‌های رویشی به اندام‌های اقتصادی مانند غلاف‌های در حال پُر شدن اختصاص می‌دهد. در این شرایط، گیاه با تولید شاخص سطح برگ بهینه با کمترین سایه‌اندازی و افزایش دوام سطح برگ، مواد فتوسنتزی بیشتری را به سمت دانه‌ها انتقال می‌دهد که نتیجه آن افزایش توان

کدام ۲۸ گلدان در نظر گرفته شد، تیمار تنش در مرحله رشد سریع ۲۴ گلدان، تنش گلدهی ۱۶ گلدان، تنش غلاف‌دهی ۱۲ و برای تنش در مرحله دانه‌بستن ۸ گلدان در نظر گرفته شد.

تنش خشکی در پنج مرحله رشدی شامل مرحله گیاهچه‌ای، رشد سریع، گلدهی، غلاف‌دهی و دانه‌بستن، اعمال شد. تنش در مرحله گیاهچه‌ای ۱۰ روز پس از سبز شدن زمانی که گیاه دارای یک تا دو گره در ساقه بود، اعمال شد. تنش در مرحله رشد سریع، ۱۷ روز پس از سبز شدن، زمانی که گیاه چها تا شش برگ داشت اعمال شد. تنش در مرحله گلدهی، ۳۲ روز پس از سبز شدن، موقعی که ۵۰ درصد بوته‌ها وارد گلدهی شده بودند، اعمال گردید. تنش در مرحله غلاف‌دهی ۴۴ روز پس از سبز شدن، زمانی که ۵۰ درصد بوته‌ها دارای غلاف بودند و نیز تنش در مرحله دانه‌بستن، ۵۴ روز پس از سبز شدن زمانی که دانه‌ها حالت شیری داشتند، اعمال شد. دوره تنش اعمال شده برای هر مرحله فنولوژی، با قطع آبیاری شروع و تا رسیدن آب خاک گلدان‌ها به ۲۰ درصد ظرفیت زراعی که مصادف با ظهور علائم تنش شامل بسته شدن برگچه‌ها و پژمرده شدن جوانه انتهایی بود، پایان می‌یافت. در این زمان به منظور نمونه‌برداری و اندازه‌گیری صفات، تعدادی از گلدان‌ها تخریب می‌شدند و بقیه گلدان‌های تنش دیده، آبیاری می‌شدند به طوری که در هر یک از مراحل فنولوژی بعدی، تعدادی از گلدان‌ها تخریب و صفات مورد نظر اندازه‌گیری می‌شد. به این ترتیب برای تنش در مرحله رشد گیاهچه‌ای و عدم تنش (شاهد)، شش نمونه برداری در مراحل گیاهچه‌ای، رشد سریع، گلدهی، غلاف‌دهی، دانه‌بستن و رسیدگی انجام شد و در هر نمونه‌برداری چهار گلدان به صورت تخریبی برداشت شد. برای تنش در مرحله رشد سریع، پنج نمونه‌برداری در مراحل رشد سریع تا رسیدگی انجام شد. به همین ترتیب برای تنش در مرحله گلدهی، چهار نمونه‌برداری و برای تنش در مرحله غلاف‌دهی، سه نمونه‌برداری و برای تنش در مرحله دانه‌بستن، دو نمونه‌برداری انجام شد ضمن آن‌که از تیمار شاهد هم در هر مرحله فنولوژی، نمونه‌گیری به‌عمل می‌آمد. آبیاری گلدان‌ها هر سه روز یکبار تا رسیدن آب خاک به ۷۰ درصد F.C (ظرفیت زراعی) انجام شد. ضمناً برای هر مرحله فنولوژی که تنش خشکی در زمان مربوطه اعمال شد، صفات مربوط به مراحل فنولوژی قبل از آن، مشابه شاهد در نظر گرفته شد. سطح برگ با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ محاسبه شد و برای اندازه‌گیری وزن خشک برگ، نمونه‌ها پس از نگهداری در آون در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت، توزین شدند. در آخرین تخریب، وزن دانه در تک‌بوته اندازه‌گیری شد.

کمتری بر روی عملکرد برخوردار بوده است زیرا در مراحل انتهایی، غلاف تشکیل شده و با پیرشدن برگ‌ها، مصرف آب رو به کاهش می‌گذارد (Boote *et al.* 1995). در این گیاه، مهم‌ترین عامل کاهش عملکرد بر اثر خشکی، کاهش شدید فتوسنتز و در نتیجه کم‌شدن تولید مواد پرورده شناخته شد (Bhagsri *et al.* 1996).

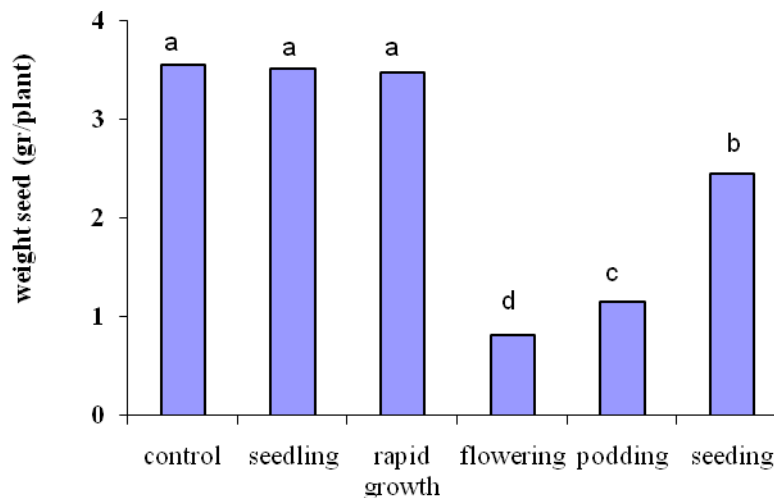
جدول ۱- تجزیه واریانس عملکرد تک‌بوته نخود در شرایط تنش در مراحل مختلف رشدی

Table 1. Analysis of variance for yield per plant of chickpea in stressed conditions in different growth stages

عملکرد تک‌بوته Yield per plant	درجه آزادی df	منابع تغییرات S.O.V
6260**	5	تیمار (Treatment)
600**	18	خطای آزمایش (Error)
9.96		ضریب تغییرات (CV)

** معنی‌دار در سطح $\alpha=0.01$

** Significant at $\alpha=0.01$



شکل ۱- تأثیر وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر وزن (عملکرد) دانه در بوته

Fig. 1. The effects of drought stress at different phenological stages on seed weight per plant

یافت (شکل ۲). به طور کلی شکل تجمع ماده خشک در طول فصل رشد در اغلب گیاهان زراعی، سیگموئیدی است، بدین صورت که در ابتدای رشد، سرعت تجمع ماده خشک، کم و تدریجی است و با گذشت زمان و افزایش شاخ و برگ، میزان فتوسنتز افزایش پیدا کرده و شیب تجمع ماده خشک، شدت بیشتری پیدا می‌کند به طوری که در نقطه‌ای از منحنی به حداکثر خود می‌رسد و بعد از آن به دلیل افزایش سن و پیری

فتوسنتزی گیاه و نهایتاً عملکرد دانه خواهد بود (Goldani & Rezvani, 2007). تنش خشکی در مرحله گلدهی باعث کاهش طول دوره گلدهی، تعداد گل و عملکرد دانه در بوته شد زیرا در این زمان گیاه نخود دارای رشد رویشی فعال است و تنش در این مرحله باعث کاهش شدید رشد و عدم جبران آن در مراحل بعد می‌شود (Gangali & Nezami, 2008).

(Fougereux *et al.* 1997) با انجام آزمایشی بر روی نخودفرنگی نشان دادند که یک‌بار آبیاری در ابتدای گلدهی، عملکرد تولیدی را به طور چشم‌گیری افزایش داد. Ullah *et al.* (2002) و Oweis *et al.* (2005) اعلام کردند در مناطق خشک، زودکاشتن باقلا و عدس نه تنها عملکرد را افزایش می‌دهد بلکه وقتی با آبیاری تکمیلی همراه می‌شود می‌تواند به گیاه کمک کند تا از خشکی انتهایی فصل اجتناب و ثبات عملکرد را تضمین نماید.

تنش خشکی در بادام‌زمینی از مرحله گلدهی تا شروع مرحله رشد غلاف، عملکرد را به‌طور معنی‌داری کاهش داده است. همچنین تنش خشکی اعمال شده در مراحل انتهایی پُرشدن دانه نسبت به مراحل آغازین این دوره، از تأثیر سوء

شاخص‌های رشد

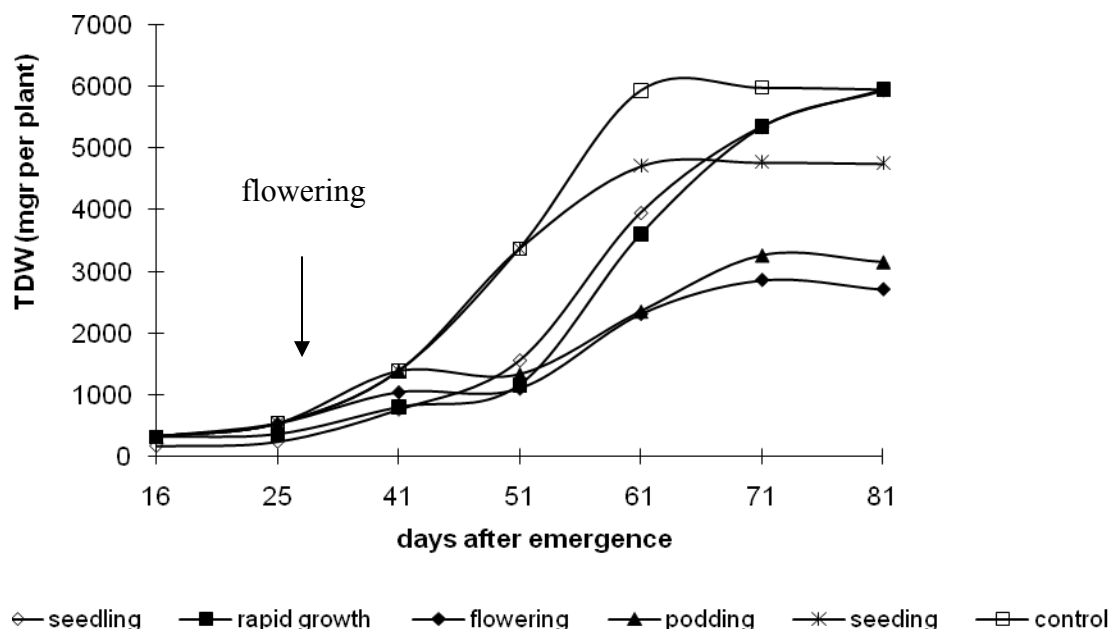
تجمع ماده خشک

تغییرات وزن خشک شاخساره^۱ در تیمارهای وقوع تنش در مراحل مختلف رشدی نشان داد که وزن خشک در تمام تیمارها به صورت منحنی سیگموئیدی (S شکل) افزایش

¹ Shoot dry weight

غلاف‌دهی به علت ریزش غلاف‌ها و برگ‌ها و کاهش تشکیل دانه، بیشترین آسیب به تولید ماده خشک در گیاه وارد آمد. در گیاه نخود، فراهمی رطوبت در مرحله گلدهی بسیار حایز اهمیت است چون در این زمان، گیاه نخود دارای رشد رویشی فعال است. ضمن این‌که نخود، گیاهی است رشد نامحدود و الگوی تجمع ماده خشک در نخود دارای یک مرحله رشد رویشی سریع بعد از گلدهی و سپس کاهش در مرحله غلاف‌دهی است (Gangali & Nezami, 2008). در تیمارهای تنش در مرحله گیاهچه و رشد سریع، اگرچه تأثیر تنش تا ۵۱ روز پس از سبزشدن بر تولید ماده خشک شدید و اثرگذار بود اما از این زمان به بعد تا ۸۱ روز پس از سبزشدن، سرعت تجمع ماده خشک به گونه‌ای افزایش یافت که ماده خشک نهایی در این تیمارها با تیمار شاهد مشابه بود. در تیمار شاهد در ۲۰ روز انتهایی دوره رشد، ماده خشک بوته ثابت ماند اما در تیمارهای تنش در مراحل گیاهچه و رشد سریع در این مدت از طریق افزایش دوام سطح برگ و افزایش فعالیت فتوسنتزی برگ‌ها، تولید ماده خشک با سرعت زیادی ادامه یافت.

برگ‌ها از مقدار ماده خشک کاسته شده و در نهایت متوقف می‌شود (Gordner et al., 1985). وزن خشک شاخساره با پیشرفت رشد گیاه به صورت یک تابع، افزایش می‌یابد. در مراحل اولیه رشد، تجمع ماده خشک در کلیه تیمارهای تنش، پایین است و اختلاف چندانی بین تیمارها مشاهده نمی‌شود. در این مرحله، گیاه بسیار کوچک است و رشد شاخساره ناچیز است. با افزایش رشد گیاه، رشد شاخساره و سطح فتوسنتزکننده افزایش یافته و سرعت تجمع ماده خشک بیشتر می‌شود به طوری که در تیمار شاهد به علت فراهم بودن آب قابل استفاده در مقایسه با سایر تیمارها، ماده خشک بیشتری در واحد سطح تولید گردید و این اختلاف در ادامه رشد، مشهودتر بود. تنش در مرحله گلدهی بیشترین تأثیر منفی را بر تولید ماده خشک در بوته داشت به طوری که مقدار ماده خشک بوته تا ۲۰ روز پس از گلدهی تقریباً ثابت ماند و طی ۲۰ روز پس از آن (از ۵۱ تا ۷۱ روز پس از سبزشدن) با سرعت حتی کمتر از سایر تیمارها افزایش یافت. با اعمال تیمار تنش در مرحله گلدهی، کمترین میزان ماده خشک به دست آمد زیرا تنش باعث ریزش گل‌ها و عدم تشکیل دانه شد و در مرتبه بعد با ایجاد تیمار تنش در مرحله



شکل ۲- تأثیر وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر وزن خشک تک بوته در روزهای پس از سبزشدن

Fig. 2. The effects of drought stress at different phenological stages on total dry weight at days after emergence

تولید سطح برگ به طور جبران‌ناپذیری اثر می‌گذارد و پیری در گیاه تسریع می‌شود (Tavakoli et al., 1989). نتایج نشان دادند که توسعه سریع برگ‌ها پس از آن‌که گیاه در معرض تنش قرار می‌گیرد، کاهش یافته و این کاهش تا آبیاری مجدد ادامه می‌یابد و در نهایت وقتی سرعت پیری برگ‌ها بیش از سرعت توسعه برگ‌ها باشد، سطح برگ و به تبع آن تولید مواد فتوسنتزی کاهش می‌یابد.

شاخص سطح برگ بالاتر در گیاه نخود در شرایط بدون تنش نسبت به شرایط تنش توسط چندین محقق تأیید شده است (Shabiri et al., Goldani & Rezvani, 2007). با کاهش رطوبت، شاخص سطح برگ روندی کاهشی را نشان می‌دهد. شاخص سطح برگ یکی از شاخص‌های تعیین‌کننده رشد می‌باشد و همبستگی قوی بین سطح برگ در مرحله گرده‌افشانی با عملکرد بیولوژیک و دانه در بسیاری از مطالعات گزارش شده است (Singh, Saxena, 1990; Singh, 1997).

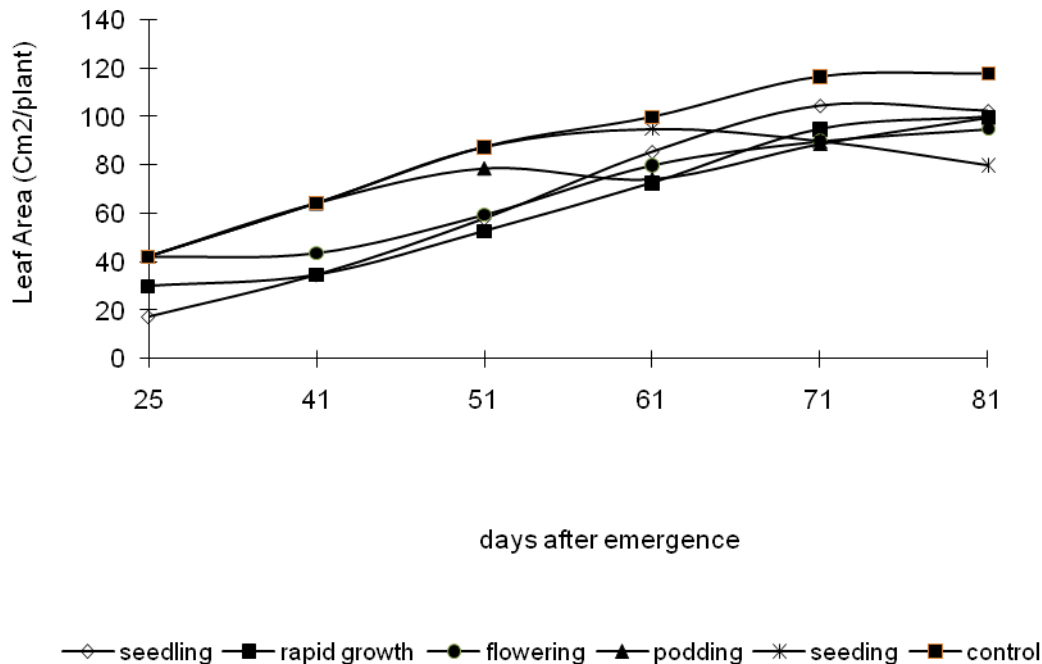
سرعت فتوسنتز خالص

بر اساس منحنی تغییرات سرعت فتوسنتز خالص نسبت به زمان برای تیمارهای مختلف، تیمار شاهد با شیب یکنواخت کاهش یافت و تنش در مرحله گیاهچه‌ای باعث افزایش فوق‌العاده سرعت فتوسنتز در فاصله زمانی ۲۵ تا ۴۱ روز پس از سبزشدن نسبت به سایر تیمارها شد (شکل ۴). به نظر می‌رسد گیاه برای جبران اثر تنش در مراحل اولیه رشد، سرعت فتوسنتز خالص را افزایش داد تا رشد رویشی و زايشی بعدی را بهتر تأمین کند. از طرفی تنش در این مرحله باعث توقف رشد گردید و متعاقب آن، سایه‌اندازی برگ‌ها بر روی یکدیگر دیرتر آغاز شد لذا منحنی سرعت فتوسنتز خالص با تأخیر روند کاهشی را دنبال کرد. تنش در مرحله رشد سریع باعث شد NAR در فاصله ۲۵ تا ۴۱ روز روند افزایشی داشته باشد و با گذشت زمان با شیب تندی کاهش یافت که این امر به علت سایه‌اندازی برگ‌ها بر روی یکدیگر و افزایش تنفس گیاهی در مقابل فتوسنتز بود. سرعت فتوسنتز خالص، تخمینی از میانگین شدت فتوسنتزی برگ‌ها در یک جامعه گیاهی است و زمانی به حداکثر خود می‌رسد که تمام برگ‌ها در معرض نور خورشید باشند و این شرایط زمانی اتفاق می‌افتد که گیاه در مراحل اولیه رشد خود بوده و برگ‌ها به اندازه‌ای هستند که هیچ‌کدام در سایه قرار ندارند (Gordner et al., 1985).

به نظر می‌رسد که در تیمارهای تحت تنش رطوبتی به دلیل کاهش سطح فعال برگ و کاهش سرعت فتوسنتز، راندمان انتقال مواد به دانه و تجمع ماده خشک کاهش یافت که این موضوع با یافته‌های سایر محققین مطابقت دارد (Jami, Maleki, 1999; Alahmadi, 1998). تنش در مرحله دانه‌بستن باعث ریزش شدید برگ‌ها و سپس توقف تجمع ماده خشک شد. چون تقریباً دانه‌ها پُر شده بودند و اعمال تنش خشکی در این مرحله باعث تسریع دوره پایانی رشد و ریزش و زردشدن برگ‌ها شد. تا قبل از گلدهی که رشد گیاه خود کند و بطئی بود تفاوت چندان بین تیمارها مشاهده نشد اما پس از مرحله گلدهی که گیاه رشد سریع خود را آغاز کرد تفاوت موجود بین تیمارها به لحاظ تولید ماده خشک افزایش یافت. نتایج (Singh, 1997; Saxena et al., 1995) و (Rezaeyanzadeh, 2008) نشان داد که کمبود رطوبت در مرحله گلدهی عملکرد را کاهش می‌دهد. (Siddique, 2000) گزارش کرد که با افزایش رطوبت، میزان ماده خشک تولید شده در واحد سطح افزایش پیدا می‌کند و سایر محققان نیز برای برخی گیاهان زراعی نتایج مشابهی را گزارش کردند (Prasad ; Clarke & Simpson, 1978; Buttery, 1969) (et al., 1978). به طور کلی وزن خشک گیاه زراعی در هر مرحله از رشد به وزن خشک اولیه، دوام رشد و سرعت رشد محصول بستگی دارد (Katiyar, 1980).

سطح برگ در بونه

نتایج نشان دادند که در همه تیمارها با افزایش سن گیاه، سطح برگ افزایش یافت. در پایان رشد، تیمار شاهد بالاترین میزان سطح برگ را دارا بود به طوری که از ۲۵ تا ۷۱ روز پس از سبزشدن، روند افزایشی منظمی را دنبال کرده و بعد از آن، تقریباً ثابت ماند (شکل ۳). در تیمارهای تنش گیاهچه‌ای و رشد سریع، با وجود کاهش تولید سطح برگ در مراحل اولیه رشد، از ۴۱ روز پس از سبزشدن به بعد به ویژه در اواخر دوره رشد، سطح برگ با شیبی بیشتر از سایر تیمارها افزایش یافت به طوری که در انتهای دوره رشد، تقریباً بیشتر از سایر تیمارها سطح برگ تولید کردند. در توضیح این مطلب می‌توان گفت که اگر تنش بعد از مراحل اولیه رشد برطرف شود گیاه قادر به بازیابی خود می‌باشد و اثر قابل ملاحظه‌ای بر رشد گیاه نخواهد داشت. کمترین مقدار سطح برگ به ترتیب مربوط به اعمال تنش در مراحل دانه‌بستن، گلدهی و غلاف‌دهی بود (شکل ۳). این نتیجه به این خاطر است که بخش مهمی از رشد رویشی در مرحله زایشی صورت می‌گیرد و وجود تنش در این مرحله بر



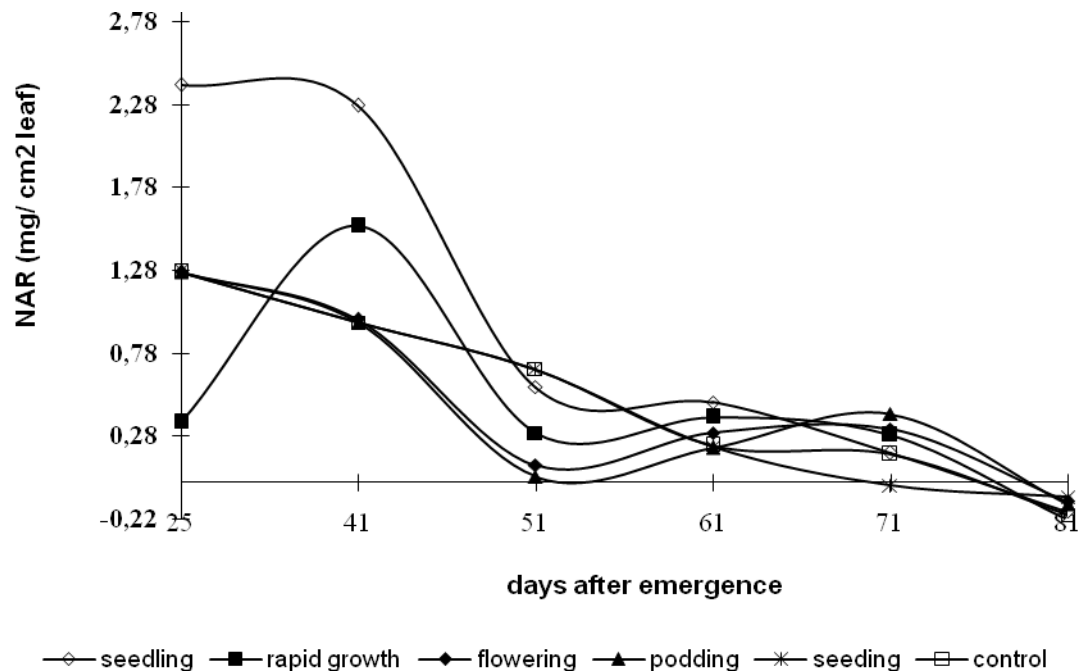
شکل ۳- تأثیر وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر سطح برگ بوته در روزهای پس از سبز شدن
 Fig. 3. The effects of drought stress at different phenological stages on leaf area at days after emergence

نسبی در محیط نامناسب و تنش خشکی تسریع می‌شود، لذا هنگامی که برگ‌های جدید اضافه می‌شوند به علت سایه‌اندازی برگ‌ها روی یکدیگر، وزن خشک به دست آمده به ازای واحد سطح برگ کاهش می‌یابد.

سرعت رشد گیاه

در تمامی تیمارها سرعت رشد گیاه در ابتدا افزایش و سپس کاهش یافت و بعد از آن منفی گردید. چنین روندی به دلیل افزایش تدریجی و فزاینده‌ی جذب تشعشع خورشیدی همزمان با افزایش سطح برگ در اوایل فصل رشد و در نتیجه افزایش سرعت تجمع ماده خشک در گیاهان می‌باشد (Karimi & Azizi, 1994). بر اساس نتایج، PGR در تیمار شاهد با شیب یکنواخت تا ۶۱ روز پس از سبز شدن روند افزایشی داشت و بعد از آن افت کرد (شکل ۵). به نظر می‌رسد با افزایش سطح برگ در شرایط بدون تنش، نور بیشتری توسط گیاه دریافت می‌شود که به علت فتوسنتز بیشتر، سرعت رشد گیاه نیز افزایش می‌یابد. در شرایط تنش به علت کاهش سطح برگ و مقدار فتوسنتز و وقوع پیری زودرس، سرعت رشد گیاه کاهش می‌یابد.

تنش در مراحل گلدهی و غلاف‌دهی باعث افت شدید سرعت فتوسنتز خالص شد زیرا گیاه نخود در مرحله رشد زایشی دارای رشد فعالی است و تنش باعث افت آن می‌شود. در پایان نرخ رشد NAR در همه تیمارها به غیر از مرحله‌ی دانه‌بستن مقداری افزایش نشان داد که به علت ریزش برگ‌ها و کاهش سایه‌اندازی برگ‌ها بر روی یکدیگر و فتوسنتز غلاف‌ها و نهایتاً تجمع ماده خشک بود. تنش مرحله دانه‌بستن، کمترین تأثیر را بر NAR داشت چون تقریباً دانه‌ها پُر شده بودند و گیاه هم در مرحله پایانی رشد قرار داشت و برگ‌ها هم در حال زرد شدن و ریزش بودند که باعث افت کمتر آن شد. (Rezaeyanzadeh 2008) اعلام کرد اگر بتوان از وقوع تنش در مرحله گلدهی از طریق آبیاری تکمیلی جلوگیری کرد فتوسنتز خالص افزایش می‌یابد و شیب افت سرعت فتوسنتز خالص، کُندتر می‌شود. از آنجا که گلدهی مصادف است با شروع سرعت بالای فتوسنتز و رشد گیاه، لذا آبیاری در این مرحله باعث بهبود فعالیت فتوسنتز و در نتیجه افزایش NAR می‌شود. بنا به اظهار نظر Gordner *et al.* (1985) میزان فتوسنتز خالص با گذشت زمان ثابت نمی‌ماند و با افزایش سن گیاه یک افت نزولی در رشد و تکامل نشان می‌دهد و این افت



شکل ۴- تأثیر وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر سرعت فتوسنتز خالص در روزهای پس از سبز شدن

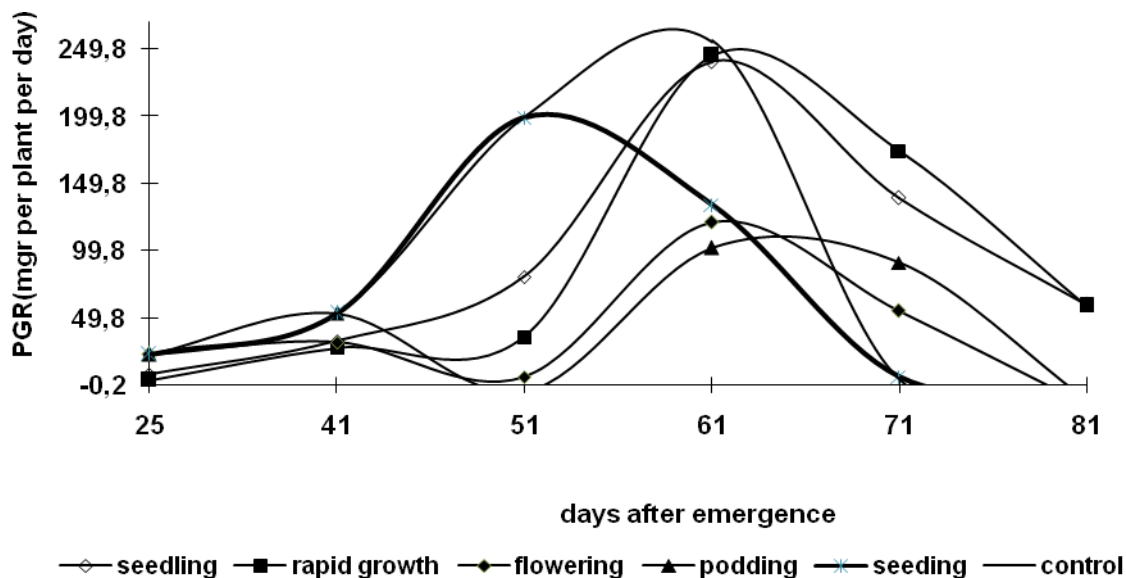
Fig. 4. The effects of drought stress at different phenological stages on net assimilation rate at days after emergence

روز پس از سبز شدن شد و از این پس تا ۶۱ روز بعد از سبز شدن، افزایشی در حد نصف شاهد نشان داد و در ادامه مشابه تیمارهای تنش در مراحل گیاهچه و رشد سریع که سرعت رشدی بیش از شاهد داشتند، سیر نزولی انتهایی را طی کرد. می‌توان گفت که زرد شدن و ریزش برگ‌ها که در دوره تنش در این مراحل اتفاق افتاد، دیگر فرصت جبران آن را برای گیاه باقی نگذاشت. اما تنش در مرحله دانه‌بستن باعث شد که گیاه سیکل زندگی خود را سریع به پایان ببرد و لذا مرحله کاهش سرعت رشد آن زودتر آغاز شد.

با مطابقت دادن منحنی‌های سرعت رشد گیاه و سطح برگ ملاحظه می‌شود که حداکثر مقدار سرعت رشد گیاه قبل از حداکثر سطح برگ به دست می‌آید و زمانی که سرعت رشد گیاه به حداکثر خود رسیده است، سطح برگ هنوز روند افزایشی خود را طی می‌کند. سرعت رشد گیاه تابع مستقیمی از سطح برگ و سرعت فتوسنتز خالص می‌باشد و از طرف دیگر با پیشرفت زمان، سرعت فتوسنتز خالص، روند کاهشی دارد که می‌تواند سبب کاهش سرعت رشد گیاه شود.

گزارش‌های Goldani & Prasad *et al.* (1978) و Rezvani (2007) حاکی از آن است که در شرایط تنش خشکی و با کاهش پتانسیل آبی گیاه، سرعت رشد گیاه به دلیل افزایش شدت تنفس و کاهش فتوسنتز کاهش می‌یابد. نتایج بررسی‌های Tavakoli *et al.*, Ghasemi golazani (1997)، Pannu & Singh و Clarke & Simpson (1978)، (1989) (1993) نیز مؤید کاهش سرعت رشد محصول در شرایط تنش خشکی می‌باشد.

در تیمارهای تنش در مراحل گیاهچه و رشد سریع، تا مدتی بعد از وقوع تنش (۲۵ تا ۴۱ روز پس از سبز شدن) سرعت رشد بسیار کم و ثابت بود اما بعد از این مدت تا ۶۱ روز پس از سبز شدن با شیبی بیش از سایر تیمارها افزایش یافت و پس از آن با شیبی کمتر از شاهد افت کرد. تنش در مراحل اولیه رشد باعث شد که رشد گیاه به تأخیر افتاده و دیرتر کامل شود لذا افزایش سطح برگ و دوام سطح برگ در مراحل انتهایی رشد سبب افزایش میانگین سرعت رشد گیاه و حفظ این سرعت برای مدت طولانی‌تری در دوره رشد گیاه شد که در نهایت تولید ماده خشک بیشتری را در پی داشت. تنش در مراحل گلدهی و غلاف‌دهی باعث افت شدید سرعت رشد تا ۵۱



شکل ۵- تأثیر وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر سرعت رشد گیاه در روزهای پس از سبز شدن

Fig. 5. The effects of drought stress at different phenological stages on plant growth rate at days after emergence

و بعداً افت کرد. در توجیه نتایج ذکر شده می‌توان گفت که تنش در مراحل اولیه، باعث توقف رشد گیاه و بلوغ سلول‌های ساقه شد که به دنبال آن بافت‌های ساختمانی کمتری تشکیل گردید. پس از رفع تنش نیز افزایش تجمع ماده خشک و مقدار سرعت رشد نسبی در دوره بلافاصله بعد از تنش، اتفاق افتاد (شکل‌های ۳ و ۵). RGR تیمارهای تنش در مرحله گیاهچه‌ای و رشد سریع در انتهای فصل، افزایش یافتند و دیرتر افت کردند. به نظر می‌رسد با دوام سطح برگ‌ها، سرعت پیرشدن برگ‌ها به‌ویژه برگ‌های پایینی گیاه، کاهش یافت و فتوسنتز برگ‌ها و استفاده آنها از نور بیشتر شد و سرعت رشد نسبی گیاه یا افزایش یافت (تنش گیاهچه) و یا در حدی بالاتر از سایر تیمارها باقی ماند (تنش رشد سریع). تنش در مراحل گلدهی و غلاف‌دهی، سرعت رشد نسبی را تا ۵۱ روز پس از سبز شدن به شدت کاهش داد و از این زمان به بعد، مقدار آن ثابت ماند. بر اساس نتایج (شکل ۳)، تنش در مراحل یاد شده باعث کاهش سطح برگ و عدم جبران آن تا انتهای دوره رشد گردید و تشدید ریزش برگ‌ها، باعث افت سرعت رشد نسبی شد. تنش در مرحله دانه‌بستن، کمترین تأثیر را بر سرعت رشد نسبی داشت و مقدار آن مشابه با تیمار شاهد کاهش یافت چون دوره رشد گیاه نیز رو به اتمام بود (شکل ۶). سرعت رشد نسبی در پایان دوره رشد به دلیل رسیدگی فیزیولوژیک دانه و افزایش

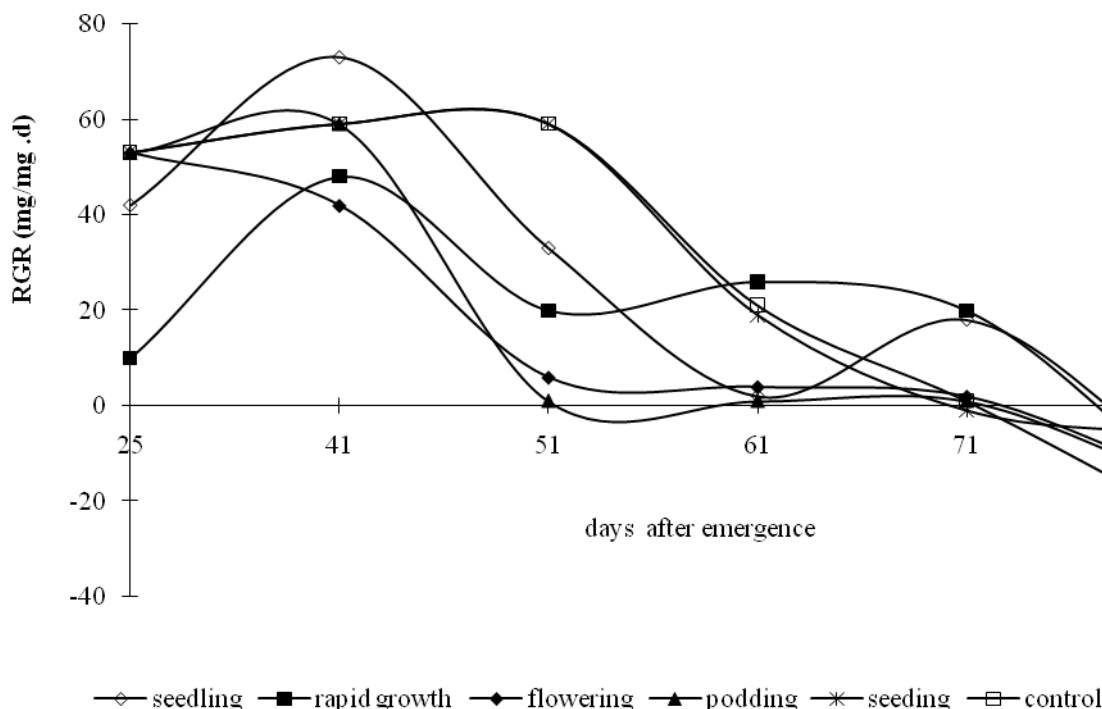
با نزدیک شدن به مرحله پُرشدن دانه و رسیدگی گیاه، به دلیل توقف رشد رویشی و زرد شدن اندام‌های فتوسنتزکننده، کاهش سرعت فتوسنتز خالص و اختصاص مواد فتوسنتزی به دانه مقدار سرعت رشد گیاه کاهش یافت و در نهایت با خشکی و ریزش برگ‌ها، مقدار سرعت رشد گیاه، منفی شد.

سرعت رشد نسبی

بر اساس نتایج، در کلیه تیمارها به استثنای آنهایی که در مراحل اولیه رشد دچار تنش شدند، با افزایش سن گیاه، سرعت رشد نسبی کاهش یافت (شکل ۶). از آنجا که بخش‌هایی که به گیاه افزوده می‌شوند بافت‌های ساختمانی هستند که از لحاظ متابولیسی فعال نبوده و در فتوسنتز نقشی ندارند (Karimi & Siddique, 1991)، این نتیجه حاصل شد. در ابتدای فصل رشد، میزان RGR به علت نفوذ نور بیشتر، سایه‌اندازی کمتر برگ‌ها و فتوسنتز خالص، بالاتر می‌باشد. سرعت رشد نسبی در تیمار تنش در مرحله گیاهچه‌ای در ۴۱ روز پس از سبز شدن، از همه تیمارها بیشتر بود و بعد از این مدت، روند کاهش پیدا کرد تا این‌که دوباره در ۷۱ روز پس از سبز شدن یک روند افزایشی در مورد آن مشاهده شد. سرعت رشد نسبی در تیمار تنش در مرحله رشد سریع تا ۴۱ روز پس از سبز شدن، روند افزایشی نشان داد و در فاصله ۴۱ تا ۵۱ روز پس از سبز شدن، کاهش یافت و پس از آن تا ۷۱ روز تقریباً روند افزایشی داشت

افزایش سن برگ‌های تحتانی پوشش گیاهی می‌باشد (Jami Alahmadi, 1998; Silim, 1993; Singh, 1997 گزارش‌های (1997) Ghasemi golazani و Tavakoli *et al.* (1989) نشان‌دهنده کاهش رشد نسبی تحت شرایط تنش خشکی است.

تنفس دانه‌ها همچنین افزایش سن و ریزش برگ‌ها و کاهش فتوسنتز جاری جامعه گیاهی، منفی شد (Gordner *et al.*, 1985). (2008) Rezaeyanzade گزارش کرد که آبیاری تکمیلی در مرحله گلدهی باعث افزایش سرعت رشد نسبی می‌شود و در نتیجه افت منحنی با شیب کندتری کاهش می‌یابد. این کاهش تا اندازه‌ای مربوط به در سایه قرار گرفتن و



شکل ۶- تأثیر وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر سرعت رشد نسبی در روزهای پس از سبز شدن

Fig. 6. The effects of drought stress at different phenological stages on relative growth ratio at days after emergence

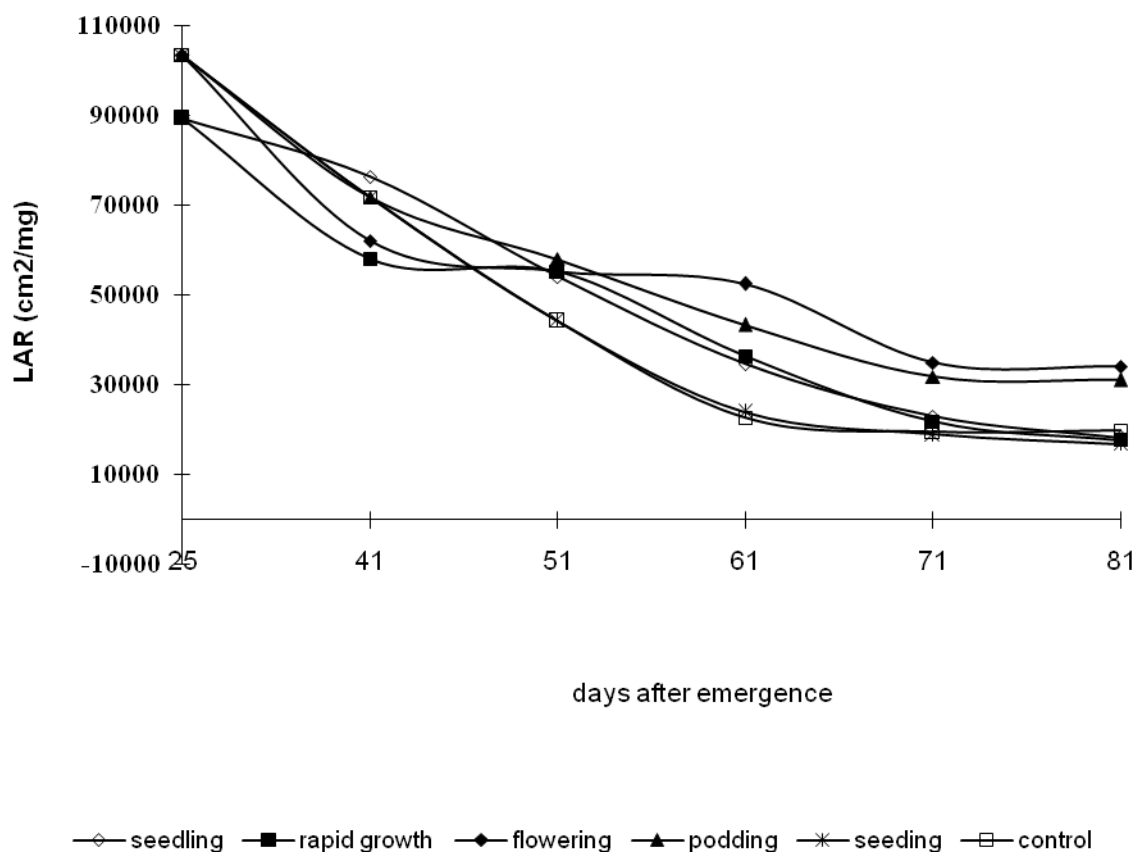
و ریزش برگ‌ها شد و همچنین به همان نسبت وزن گیاه نیز کاهش یافت که نتیجه آن، ثابت بودن تقریبی نسبت سطح برگ طی مدت ۴۱ تا ۶۱ روز پس از سبز شدن بود که بعد از این مدت، روند کاهشی به خود گرفت. تنش در مرحله دانه‌بستن، کمترین تأثیر را بر LAR داشت و روند آن مشابه تیمار شاهد بود زیرا گیاه در اواخر دوره رشد دچار ریزش و کاهش بافت‌های فتوسنتزی بود که تأثیر آن قابل ملاحظه نبود. تیمارهای تنش گیاهچه، رشد سریع، گلدهی و غلافدهی در پایان دوره رشد از لحاظ سطح برگ تقریباً مشابه بودند (شکل ۳)، اما نسبت سطح برگ برای تنش در مراحل گلدهی و غلافدهی در ۳۰ روز انتهایی دوره رشد گیاه نسبت به سایر تیمارها، کمی افزایش یافت. در واقع تنش در مراحل گلدهی و

نسبت سطح برگ

بر اساس نتایج، روند LAR کاهشی بود (شکل ۷). نسبت سطح برگ در تیمار شاهد با شیب یکنواخت کاهش یافت. تنش در مرحله گیاهچه‌ای باعث افت بسیار کم LAR در ۴۱ روز پس از سبز شدن و افزایش مقدار آن نسبت به کلیه تیمارها شد زیرا افزایش سطح فتوسنتزکننده بیشتر از وزن بافت‌های غیرفتوسنتزکننده بود. تنش در مرحله رشد سریع باعث کاهش LAR در فاصله ۲۵ تا ۴۱ روز پس از سبز شدن شد و در ۴۱ تا ۵۱ روز تقریباً ثابت ماند یعنی به همان نسبتی که بافت‌های فتوسنتزکننده اضافه شدند بافت‌های غیرفتوسنتزکننده تولید شدند و بعد از این زمان، روند LAR مشابه با تنش گیاهچه‌ای ادامه یافت. اما تنش در مراحل گلدهی و غلافدهی باعث کلروز

(شکل ۲)، نسبت سطح برگ در مقایسه با شاهد در پایان کاهش یافت. (Silim *et al.* (1993) نیز معتقدند که تنش رطوبتی از طریق تسریع پیری و ریزش برگ‌ها اثر خود را روی کاهش سطح برگ می‌گذارد که بدین ترتیب نسبت سطح برگ را متأثر می‌کند. نسبت سطح برگ، بیان‌کننده‌ی نسبت بین سطح پهنک یا بافت‌های فتوسنتزکننده به کل بافت‌های تنفس‌کننده یا وزن گیاه است. LAR نشان‌دهنده‌ی پُربریگی یک گیاه است (Karimi & Azizi, 1994).

غلاف‌دهی از طریق ریزش اندام‌های زایشی (عملکرد تک‌بوته کمتر) (شکل ۱) باعث کاهش وزن گیاه شد. با ریزش اندام‌های زایشی، اختصاص اسیمیلات بیشتر به اندام‌های رویشی صورت گرفته و لذا دوام سطح برگ و به تبع آن سطح برگ افزایش می‌یابد که نتیجه آن افزایش نسبت سطح برگ می‌باشد. در تیمارهای تنش گیاهچه و رشد سریع در طول دوره‌ی رشد، میزان سطح برگ، کمتر از شاهد بود (شکل ۳) و همچنین در انتهای دوره رشد به دلیل افزایش وزن خشک جمع‌ی گیاه



شکل ۷- تأثیر وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر نسبت سطح برگ در روزهای پس از سبز شدن

Fig. 7. The effects of drought stress at different phenological stages on leaf area ratio at days after emergence

سرعت رشد رویشی و تولید برگ‌های جوان و از طرفی خشبی شدن و غیرفعال شدن برگ‌های مسن، سطح برگ ویژه کاهش یافت. البته این کاهش برای تنش‌های رشد سریع و گلدهی شدیدتر بود و زودتر (۴۱ روز پس از سبز شدن) به حداقل مقدار خود رسید و برای تیمارهای شاهد و تنش دانه‌بستن با شدت کمتر کاهش یافت و دیرتر (۶۱ روز پس از

سطح ویژه برگ

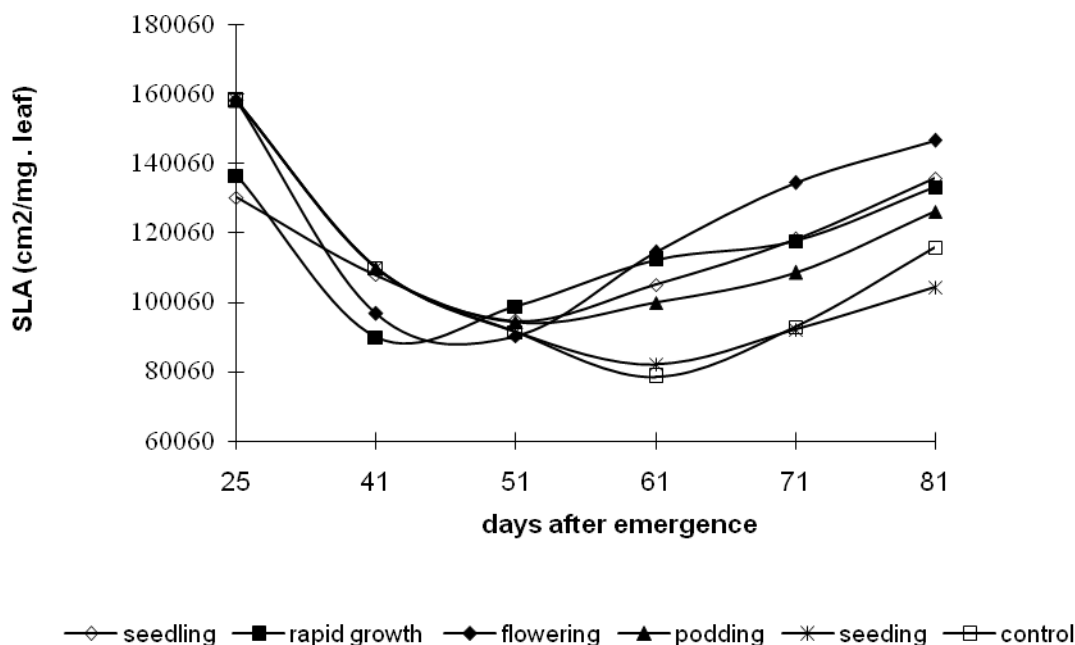
سطح ویژه برگ در ۲۵ روز پس از سبز شدن، بیشترین مقدار را داشت و پس از آن کاهش یافت (شکل ۸). به نظر می‌رسد افزایش رشد رویشی و نیز جوان بودن برگ‌های تولیدشده در این زمان باعث افزایش این شاخص شد که نشان‌دهنده‌ی نازکی و لطافت برگ‌ها است و پس از آن با کاهش

کاهش یافت و غالب مواد فتوسنتزی به گسترش برگ‌ها اختصاص یافت که نهایتاً باعث افزایش این شاخص شد. تنش غلاف‌دهی نیز در مرتبه بعدی قرار داشت چون تنش باعث ریزش برگ‌های پیر گردید و از طرفی چون دانه‌ها در حال شکل‌گیری بودند انتقال مجدد مواد فتوسنتزی از برگ‌ها نیز تسریع شد و باعث افزایش سطح ویژه برگ نسبت به شاهد شد. تنش دانه‌بستن باعث کاهش شدید شاخص سطح برگ شد و از آنجا که تقریباً دانه‌ها پُر شده بودند باعث ریزش بیشتر سطح برگ در ادامه دوره رشد گردید و لذا سطح ویژه برگ در تیمار دانه‌بستن نسبت به شاهد، کاهش بیشتری نشان داد.

سطح ویژه برگ، نسبت سطح برگ به وزن خشک برگ بوده و در اصل، نشان‌دهنده‌ی ضخامت برگ است و هر چه مقدار آن بزرگ‌تر باشد برگ نازک‌تر و هر چه کوچک‌تر باشد، برگ ضخیم‌تر است و در واقع غلظت کلروپلاست، کلروفیل و تعداد سلول‌های مزوفیل آن بیشتر می‌باشد. لذا تلفات نوری یا نوری که از آن عبور می‌کند، کمتر بوده و توان فتوسنتزی آن بیشتر است. سطح ویژه برگ در ابتدای رشد، کاهش و سپس افزایش می‌یابد. بنابراین در ابتدای فصل رشد، برگ‌های جامعه گیاهی ضخامت کمی دارند (نازک‌ترند).

سبزشدن) به حداقل مقدار خود رسید و این مقدار حداقل برای تیمارهای تنش گیاهچه و غلاف‌دهی در حدواسط این دو گروه (۵۱ روز پس از سبزشدن) قرار داشت و از این زمان به بعد، مقدار این شاخص افزایش یافت. طبیعتاً در شرایط تنش خشکی، گیاه با کاهش تعداد و کوچک‌تر کردن برگ، سطح فتوسنتزکننده خود را کاهش می‌دهد و متعاقب کاهش سطح برگ، ظرفیت فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد (Gordner *et al.*, 1985) و این رویداد باعث تلفات بیشتر برگ و کاهش سطح فتوسنتزکننده می‌گردد.

در بین مراحل تنش، در انتها سطح ویژه برگ در مرحله گلدهی بیش از سایر تیمارها بود که علت آن ریزش برگ‌های پیر و ضخیم بود و در مرتبه‌های بعدی به ترتیب تنش در مراحل گیاهچه و رشد سریع و غلاف‌دهی هم باعث افزایش سطح ویژه برگ شدند. تیمار تنش در مرحله دانه‌بستن باعث افزایش جزئی این شاخص شد ولی در ادامه به دلیل رسیدن به پایان دوره رشد، ریزش برگ‌ها زیاد شد و باعث کاهش آن نسبت به شاهد شد. تنش در مراحل گیاهچه و رشد سریع از لحاظ سطح ویژه برگ در مرتبه بعدی قرار داشتند زیرا تنش باعث کاهش رشد رویشی و تسریع رشد زایشی شد و بنابراین اختصاص مواد فتوسنتزی برای فرایندهای تمایز و ایجاد بافت‌های ساختمانی



شکل ۸- تأثیر وقوع تنش خشکی در مراحل مختلف فنولوژی بر سطح ویژه برگ در روزهای پس از سبزشدن

Fig. 8. The effects of drought stress at different phenological stages on specific leaf area at days after emergence

نتیجه‌گیری

مرحله ظهور و تشکیل گل‌ها از حساس‌ترین مراحل رشدی به تنش خشکی بود. تنش خشکی در مرحله گلدهی باعث کاهش طول دوره گلدهی، ریزش گل‌ها، زردشدن و ریزش برگ‌ها شد که در نتیجه باعث کاهش ماده خشک فتوسنتزی جهت حمایت دانه‌ها و کاهش شاخص‌های رشد از قبیل وزن خشک تجمعی، سرعت رشد نسبی، سرعت رشد گیاه و سرعت فتوسنتز خالص شد و همچنین باعث افزایش نسبت سطح برگ و سطح ویژه برگ به علت ریزش برگ‌های پیر و ضخیم شد. در این آزمایش، مرحله دانه‌بستن کمترین حساسیت را به تنش خشکی نشان داد زیرا در این مرحله تقریباً دوره زندگی گیاه رو به پایان بود و تنش با ریزش و افزایش سرعت پیری در برگ‌ها باعث تسریع رسیدگی شد. وقوع تنش در مراحل گیاهچه‌ای و رشد سریع باعث افزایش سرعت رشد گیاه و سرعت رشد نسبی در انتهای دوره رشد گیاه شد زیرا وقوع تنش در این مراحل به علت کاهش تولید بافت‌های ساختمانی از طریق افزایش دوام سطح برگ و افزایش فعالیت فتوسنتزی برگ‌ها باعث طولانی‌شدن دوره رشد گیاه و افزایش شاخص‌های رشد گردید. تنش در مراحل اولیه رشد در صورت تأمین رطوبت در مراحل بعدی قابل جبران بوده و خسارت چندانی به عملکرد دانه گیاه وارد نمی‌کند.

با گذشت زمان، برگ‌ها ضخیم‌تر و سطح ویژه برگ کاهش می‌یابد تا این‌که در انتهای فصل رشد، میزان آن به دو دلیل زیر افزایش می‌یابد: ۱- ریزش برگ‌های پیر که از ضخامت بالایی برخوردارند و ۲- انتقال مجدد مواد از برگ‌ها که باعث کاهش ضخامت آنها می‌شود (Karimi & Azizi, 1994). Husain et al. (1988) و Karamanos (1978) اعلام کردند سازگاری بالقوه باقلا به تنش رطوبت، کاهش میزان توسعه برگ و تولید برگ‌های با سطح ویژه پایین و کاهش ارتفاع گیاه می‌باشد. Fischer (2001) اعلام کرد ارتباط قابل‌ملاحظه‌ای بین محتوی کلروفیل و عملکرد دانه در گندم (*Triticum aestivum* L.) وجود دارد. Xia (1997) اعلام کرد تنش خشکی، میزان فتوسنتز برگ و کارایی مصرف نور را کاهش می‌دهد. کاهش سطح ویژه برگ موجب کاهش تعداد کلروپلاست در واحد سطح و افزایش کارایی مصرف آب می‌گردد که به دلیل سطح برگ کمتر همراه با کلروپلاست بیشتر می‌باشد. می‌توان گفت به منظور کاهش تعرق و حفظ رطوبت گیاه در مناطق خشک باید سطح برگ کاهش یابد که همراه با افزایش در ضخامت برگ می‌باشد (Abbasi, 2003). Sadras et al. (1998) نیز بیان کردند که سطح ویژه برگ پنبه در تیمارهای تحت تنش آبی کاهش یافت و دلیل آن را حساسیت بیشتر گسترش برگ به تنش آب ذکر کردند. همچنین همبستگی شدیدی بین سطح ویژه برگ و شدت خسارت حشره به برگ (تنش علف‌خواری) وجود داشت.

منابع

1. Abbasi, P. 2003. Effects of different levels salinity and water stress on growth characteristics and physiological traits *Aeluropus spp.* Ph.D. Thesis. Islamic Azad University of Tehran. Iran. (In Persian with English Summary).
2. Bhagsri, A.S., Brown, R.H., and Schepers, J.S. 1996. Effect of moisture stress on photosynthesis and same related physiological characteristics of peanut. *Crop Sci.* 16: 712-715.
3. Boote, K.J., Schubert, A.A., Stansell, J.R., and Stone, J.F. 1995. Irrigation, water use and water relation. In: H.E. Patte and C.T. Young (Eds.). *Peanut Science and Technology*. Am. Peanut. Res. Inc: Yoakum, Texas. p. 164-205.
4. Buttery, B.R. 1969. Analysis of the growth of soybean as affected by plant population and fertilizer. *Can. J. Plant Sci.* 49: 676-684.
5. Clarke, J.M., and Simpson, G.M. 1978. Changing irradiance in *Phaseolus vulgaris* L. *J. Exp. Bot.* 45: 931-936.
6. Fischer, R.A. 2001. Selection traits for improving yield potential. In: M.P. Reynolds, J.I. Ortiz-Monasterio and A. McNab (Eds.). *Application of Physiology in Wheat Breeding*. D.F. CIMMYT, Mexico p. 148-159.
7. Fougereux, J.A., Dore, T., Laddone, F., and Fleury, A. 1997. Water stress during reproductive stages affects seed quality and yield pea (*Pisum sativum* L.). *Crop Science* 37: 1247-1252.
8. Ganjeali, A., and Nezami, A. 2008. Ecophysiology and determinatives yield of pulses in pulses. *JDM*

- Press. Iran. p. 500. (In Persian).
9. Ganjeali, A., Parsa, M., and Sabaghpour, S. 2008. Farming and agrosystems of pulses in pulses. JDM Press. Iran. p. 500. (In Persian).
 10. Ghasemi golozani, K., Mohamadi, S., Rahim zadeh, P., and Moghadam, M. 1997. Quantitative connection between density and yield of three chickpea cultivars on different planting dates. Journal of Plant Physiology and Breeding 7: 59-73. (In Persian with English Summary).
 11. Goldani, M., and Rezvani, P. 2007. The effects of different irrigation regimes and planting dates on phenology and growth indices of three chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars in mashhad. J. Agric. Sci. Natur. Resour. 14: 229-242. (In Persian with English Summary).
 12. Gordner, F., Pearce, R., and Mitchell, R.L. 1985. Physiology of Crop Plants. Iowa State University Press, Ames USA.
 13. Husain, M.M., Hill, G.D., and Gallagher, J.N. 1988. The response of field beans (*Vicia faba* L.) to irrigation and sowing date. 1. Yield and yield components. J. Agric. Sci. Camb. 111: 221-232.
 14. Jami alahmadi, M. 1998. Effect of planting date and timing of irrigation cutting on growth, yield and quantities characteristics of cotton (Varamin cultivar). MSc. Thesis. University of Mashhad, Iran. (In Persian with English Summary).
 15. Karamanos, A.J. 1978. Water stress and leaf growth of field beans (*Vicia faba* L.) in the field: leaf number and total leaf. Ann. Bot. 42: 1393-1402.
 16. Karimi, M., and Azizi, M. 1994. Analyses of Growth of Crop Plants. JDM Press. Iran. p. 111. (In Persian).
 17. Karimi, M.M., and Siddique, H.M. 1991. Crop growth and relative growth rates of old modern wheat cultivars. Aus. J. Agric. Res. 42: 783-788.
 18. Kashiwagi, J., Krishnamurthy, L., Crouch, J.H., and Serraj, R. 2006. Variability of root length density and its contributions to seed yield in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought stress. Field Crops Res. 95 :171-181.
 19. Katiyar, R.P. 1980. Developmental changes in leaf area index and other growth parameters in chickpea. Indian J. Agric. Sci. 50: 684-691.
 20. Koller, H.R., Nyquist, W.E., and Chrouch, I.S. 1980. Growth analysis of the soybean community. Crop Sci. 20: 407-413.
 21. Leport, L., Turner, N.C., French, R.J., Barr, M.D., Duda, R., Davies, S.L., Tennant, D., and Siddique, K.H.M. 1999. Physiological responses of chickpea genotypes to terminal drought in a Mediterranean-type environment. European Journal of Agronomy 11: 279-291.
 22. Maleki, A. 1999. Effect of irrigation intervals and divide of nitrogen on yield and yield component of spring-sown rape seed (*Brassica napus*). MSc. Thesis. University of Mashhad, Iran. (In Persian with English Summary).
 23. Malhotra, R.S., and Sexana, M.C. 2002. Strategies for over coming drought stress in chickpea. ICARDA, 17: 20-23.
 24. Ne Smith, D.S., and Richie, J.T. 1992. Maize (*Zea mays* L.) response to a severe soil water-deficit during grain filling. Field Crops Res. 29: 23-35.
 25. Oweis, T.A., Hachum, and Pala, M. 2005. Lentil production under supplemental irrigation in a Mediterranean environment. Agric. Water Manage. 68: 251-265.
 26. Pannu, R.K., and Singh, D.P. 1993. Effect of irrigation on water use efficiency, growth and yield. I: mung bean. Field Crop Res. 31: 87-100.
 27. Prasad, V.V., Pandey, S.R.K., and Saxena, M.C. 1978. Physiological analysis of yield variation in gram (*Cicer arietinum*) genotypes. Indian J. Plant Physiol. 21: 228-234.
 28. Rezaeyanzadeh, E. 2008. The effects of supplemental irrigation on yield and yield components and growth index in three chickpea cultivars (*Cicer arietinum* L.). MSc. Thesis. University of Mashhad, Iran. (In Persian with English Summary).
 29. Sadras, V.O., Wilson, L.J., and Lally, D.A. 1998. Water deficit enhanced cotton resistance to spider mite herbivory. Annals of Bottany 81: 273-286.
 30. Saxena, M.C. 1990. Problems and potential of chickpea production in the nineties. In: Chickpea in the Nineties. p. 13-25. Proc. of the Second International Workshop on Chickpea Improvement, 4-8 Dec. 1989, ICRISAT. Patancheru, India.
 31. Saxena, N.P., Sethi, S.C., Krishnamurthy, L., and Haware, M.P. 1995. Physiological approaches to genetic enhancement of drought resistance in chickpea. In: International Congress on Integrated Studies on Drought Tolerance of Higher Plants. Inter drought, Aug. 1995. Montpellier, France.

32. Serraj, R., Krishnamurthy, L., Kashiwagi, J., Kumar, J., Chandra, S., and Crouch, J.H. 2004. Variation in root traits of chickpea (*Cicer arietinum* L.) grown under terminal drought. *Field Crop Res.* 88: 115-127.
33. Shabiri, S., Ghasemi golazani, K., Golchin, A., and Saba, J. 2007. Effect of limit water on growth and yield three chickpea cultivars in Zanjan. *J. Agric. Sci. Natur. Resour.* 14: 34-47.
34. Siddique, K.H.M., Sedegly, R.H., and Marshal, C. 2000. Effects of plant density on growth and harvest index of branches in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Field Crop Res.* 31: 193-203.
35. Silim, S.N., Saxana, M.C., and Singh, K.B. 1993. Adaptation of Spring-Sown Chickpea to the Mediterranean Basin. II. Factors influencing yield under drought. *Field Crops Res.* 34: 137-141.
36. Singh, S.P. 1997. Chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Field Crop Res.* 53: 161-170.
37. Soltani, A., Khoorie, F.R., Khassemi_golozani, K., and Moghaddam, M. 2001. A stimulation study of chickpea crop response to limited irrigation in a semiarid environment. *Agric. Water Manage.* 49: 225-237.
38. Tavakoli, H., Karimi, M., and Mosavi, S.F. 1989. Effect of irrigation regimes on vegetative and reproductive components of corn. *Iranian J. Agric. Sci.* 22: 35-46.
39. Ullah, A.J., Bakht, M., and Islam, W.A. 2002. Effect of various irrigations level on different chickpea varieties. *Asian. J. Plant. Sci.* 4: 355-357.
40. Xia, M.Z. 1997. Effects of drought during the generative development phase on seed yield and nutrient uptake of faba bean (*Vicia faba* L.). *Aus. Agric. Res.* 48: 447-451.

The effects of drought stress at different phenological stages on growth indices of chickpea (*Cicer arietinum* L.) in greenhouse conditions

Amiri Deh Ahmadi^{1*}, S.R., Parsa², M., Nezami², A. & Ganjeali², A.

1- Ph.D. Student in Crop Ecology, College of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad

2- Contributions from College of Agriculture & Research Center for Plant Sciences, Ferdowsi University of Mashhad

Received: 18 July 2009

Accepted: 5 May 2010

Abstract

In order to evaluate the effects of drought stress at different phenological stages on growth indices of chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivar Jam, an experiment was carried out at the Research Greenhouse of Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, using a completely randomized design with four replications. Drought stress was applied by preventing irrigation until the soil moisture reached to 20 percent of field capacity at stages of seedling, rapid growth, flowering, podding and seed filling. In this experiment, traits such as yield (seed yield/plant) and growth indices including plant leaf area (PLA), total dry weight (TDW), relative growth rate (RGR), plant growth rate (PGR), net assimilation rate (NAR), leaf area ratio (LAR) and specific leaf area (SLA) were measured. Results showed that the flowering stage in chickpea plant is more sensitive to drought stress because drought stress in flowering stage decreased yield per plant, TDW, RGR, PGR, NAR, but LAR and SLA increased. Seed filling stage showed less sensitivity to drought stress. Drought stress in seedling and rapid growth stages increased PGR and RGR.

Key words: Chickpea, Drought stress, Growth index

* Corresponding Author: E-mail: amirisedreza86@gmail.com