

بررسی تاثیر تنش خشکی و تغذیه برگ بر برخی از عناصر کم مصرف بر پارامترهای فلورسانس کلروفیل، محتوی کلروفیل، RWC، پایداری غشا و عملکرد دانه ذرت (SCY۰۴)

مرجان درویش بلوچی^{۱*}، فرزاد پاک‌نژاد^۲، علی کاشانی^۳، محمدرضا اردکانی^۴ و مهتاب درویشی بلوچی^۵
^۱، ^۲، ^۳، ^۴، ^۵ دانشجوی کارشناسی ارشد، استادیار، استاد، دانشیار و دانشجوی کارشناسی ارشد
 دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه آزاد اسلامی کرج
 (تاریخ دریافت: ۸۸/۲/۲ - تاریخ تصویب: ۸۸/۱۱/۱۱)

چکیده

به منظور بررسی اثر تغییرات فلورسانس سریع کلروفیل آزمایشی به صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در چهار تکرار در دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج سال ۱۳۸۶ انجام شد. در این آزمایش تنش خشکی در سه سطح ۴۰٪، ۶۰٪ 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_0 و $Chla$ ، $Chlab$ و (GY) در سطح احتمال ۱٪ و بر پارامترهای F_v/F_m ، $Chlb$ در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار شد، در حالیکه در مرحله دوم فقط بر F_0 در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار بود و بر بقیه پارامترها اثر معنی‌داری نداشت. در مرحله اول مقایسه میانگین‌ها نشان دادند که با افزایش سطح تنش خشکی مقدار Chl ، $aChlb$ ، $Chlab$ ، F_v/F_M و پایداری غشاکاهش و میزان F_0 افزایش داشت. در مرحله دوم میانگین پارامتر F_0 افزایش و F_v کاهش نشان داد. اثر تغذیه برگ در مرحله اول فقط بر F_0 در سطح احتمال ۵٪ و بر قابلیت هدایت الکتریکی غشا در سطح ۱٪ معنی‌دار شد. در مرحله دوم فقط بر F_0 در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار گردید. مقایسه میانگین‌ها نشان دادند، که با افزایش سطوح محلول‌پاشی، مقدار F_0 در هر دو مرحله زیاد شد در حالی که از پایداری غشا کاسته شد. بررسی همبستگی ساده در مرحله اول بین F_v/F_M ، F_v ، $Chla$ ، $Chlab$ ، EC با عملکرد دانه همبستگی مثبت و بالا و با F_0 همبستگی منفی وجود داشت. در مرحله دوم بیشترین همبستگی F_v/F_M ، F_v ، F_M و کمترین همبستگی با F_0 وجود داشت. اثر متقابل در مرحله اول فقط بر EC در سطح ۱٪ و در مرحله دوم بر F_0 در سطح ۵٪ معنی‌دار شد. نتایج آزمایش نشان داد که پارامترهای اندازه‌گیری شده تحت شرایط تنش خشکی می‌توانند به عنوان معیاری در جهت تعیین شدت تنش باشند. همچنین F_v ، F_v/F_m و حتی F_m معیارهای مناسب‌تری برای ارزیابی شدت تنش می‌باشند.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، فلورسانس کلروفیل، محتوی کلروفیل، محتوی آب نسبی، پایداری غشا.

زمانی که کلیه مراکز واکنش بسته هستند، واکنش‌های فتوشیمیایی رخ نمی‌دهد و فلورسانس کلروفیل به حداکثر میزان خود یعنی F_M می‌رسد. در واقع تخریبی که به وسیله نور در فتوسیستم II ایجاد می‌شود عامل اصلی کاهش جذب CO_2 نیست بلکه کاهش چشم‌گیر تبادلات گازی تحت شرایط تنش 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) تنش خشکی موجب کاهش فلورسانس متغییر (F_V)، فلورسانس اولیه (F_0)، عملکرد کوانتوم (F_V/F_M) می‌شود. زمانی که F_V/F_M کاهش پیدا می‌کند مهم است که بدانیم F_0 افزایش پیدا کرده و یا تغییر در اجزای دیگر موجب کاهش این نسبت شده است. افزایش در F_0 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 دهند، استفاده شود (Lu et al., 2003; Flageaa et al., 1994). اندازه‌گیری میزان فلورسانس کلروفیل در مزرعه نشان‌دهنده واکنش واقعی دستگاه فتوسنتزی است که تحت شرایط طبیعی بیشتر محدود شده است (Araus Bilger et al., 1995; Hogah, 1994a). Pessarkil (1999) بیان می‌دارد که دوام فتوسنتز و حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی تحمل خشکی است. افزایش نسبت کلروفیل a به b در شرایط تنش خشکی به واسطه تغییر در سیستم‌های فتوسنتزی در جهت نسبت کمتر فتوسیستم II به فتوسیستم I می‌باشد (Estill et al., 1991). کاهش محتوی کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی گزارش شده است و حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند (Castrillo & Trujillo, 1994).

مقدمه

تنش خشکی یکی از فاکتورهای محیطی محدودکننده فتوسنتز گیاهان می‌باشد (Malakuti et al., 2005). بیشتر مطالعات نشان می‌دهد که تحت شرایط تنش خشکی، کاهش میزان فتوسنتز با اختلال در واکنش‌های بیوشیمیایی همراه می‌باشد (Graan & Boyer, 1990; Havaux et al., 1998). سیستم نوری دو (PS II) بسیار حساس به عوامل بازدارنده محیطی بوده و تنش خشکی موجب خسارت به مراکز واکنش PSII می‌شود. واکنش شیمیایی فتوسیستم II به شدت تحت تاثیر آب قرار می‌گیرند (Comic & Briatais, 1997; Cornuc, 1994; Kuchaki et al., 1991). اثر 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 روزه‌ها به علت تنش 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_0 توان استفاده فتوشیمیایی از انرژی برانگیخته حداکثر است و بنابراین کاهش فتوشیمیایی فلورسانس نیز حداکثر می‌باشد. وقتی شدت نور کافی باشد فلورسانس از مقدار F_0 به حداکثر 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 QA¹ احیا شده است و مرکز واکنش بسته می‌باشد. در

کامل تصادفی اجرا شد. از عمق ۳۰-۰ سانتی متری خاک 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 تنش خشکی در سه سطح ۴۰٪، ۶۰٪، 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 برگگی و قبل از ظهور 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 = ۸۷۵٪، مولیبدن = ۰/۲۳٪، روی = ۰/۶٪، مس = ۱/۷٪، منگنز = ۱/۷٪، آهن = ۳/۳۵٪ بود. مقدار ۳۰۰ کیلوگرم در هکتار کود فسفات آمونیوم و ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار کود سولفات پتاسیم بصورت پایه به زمین داده شد (Malakuti et al., 2005). بذره‌های ذرت ضد عفونی شده، در تاریخ ۸۶/۲/۲۵ بطور دستی در عمق ۳ سانتی متر کشت شدند. در محل کاشت ۲ تا ۳ بذر قرار داده شد و پس از سبز شدن بذر در مرحله ۴ برگگی 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 برگگی بطور کامل برای تمام تیمارها انجام شد. به منظور اعمال تیمار تنش 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 Soil moisture اعداد ۸۲، ۹۰، ۵۰ را نشان می‌داد، پس از قرائت اعداد اقدام به آبیاری تیمارهای مربوطه گردید. هر کرت آزمایشی شامل ۶ ردیف کاشت به طول ۵ متر و با فاصله کشت ردیف ۰/۷۵ متر بود.

Castrillo & Trujillo (1994) نیز همبستگی مثبتی را بین محتوی آب نسبی برگ (RWC)^۱ و غلظت کلروفیل، پروتئین و فعالیت آنزیم روبیسکو مشاهده کردند.

تنش‌های 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 فتوسنتز و عملکرد کوانتومی هر دو کاهش می‌یابند. پژوهش‌های به عمل آمده نشان داده است ارقامی که تنش یونی کمتری دارند، به خشکی متحمل‌ترند. در اثر آسیب‌پذیری غشای سیتوپلاسمی محتویات سلول به بیرون تراوش کرده که مقدار این خسارت را می‌توان با اندازه‌گیری مقدار نشت یونی تعیین نمود (Shirmard kemanshahi, 2003). Haghparast (1997) گزارش کرد که، دیواره سلولی در اثر تنش 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 تنش خشکی و تغذیه برگگی برخی عناصر کم‌مصرف برای تولید دانه بوده است. بنابراین در این پژوهش ارتباط بین عملکرد دانه با پارامترهای F_v/F_m ، حداقل فلورسانس (F_0)، فلورسانس متغیر (F_v) و نصف زمان افزایش F_0 به $(T1/2)F_m$ اندازه‌گیری 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

1. Relative water content

حسب سانتی متر است.

$$PC(mg.m^{-2}) = (V / 1000 \times \frac{1}{A}) \times ChL(mg.L^{-1})$$

که در آن:

PC = محتوی کلروفیل برگ پرچم بر حسب میلی گرم در مترمربع

D = حجم استون ۸۰٪ مورد استفاده

A = مساحت برگ مورد استفاده بر حسب مترمربع

ChL = محتوی کلروفیل بدست آمده از فرمول های قبلی بر حسب میلی گرم در لیتر است.

میزان محتوی رطوبت نسبی از طریق فرمول زیر بدست آمد (Kuchaki et al., 1997):

$$\% RWC = \frac{F_w - D_w}{S_w - D_w} \times 100$$

F_w = وزن تر برگ

D_w = وزن خشک برگ

S_w = وزن اشباع برگ

به منظور اندازه گیری پایداری غشای سیتوپلاسمی از برگ ۲ دیسک با مساحت یکسان و مشخص دور از محل رگبرگ ها تهیه گردید و سپس این دیسک ها در ظروف درب داری که محتوی محلول مانیتول با فشار اسمزی ۲- بار بودند قرار داده شدند. دیسک ها به مدت ۲۴ ساعت در محلول مانیتول غوطه ور ماندند و سپس مقدار قابلیت هدایت الکتریکی محلول ها به وسیله دستگاه میکرو EC متر در دمای ۲۵ درجه سانتی گراد قرائت گردید (Habibi, 1993).

در پایان دوره رشد از خطوط ۳ و ۴ هر کرت عملکرد دانه اندازه گیری شد. جهت محاسبات آماری از نرم افزار SAS در مدل های ANOVA استفاده شد. مقایسه میانگین های تیماری با استفاده از آزمون چند دامنه ای دانکن در سطح معنی داری ۵ درصد انجام گردید.

نتایج و بحث

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

جهت اندازه گیری میزان فلورسانس کلروفیل یکماه پس از گلدهی طی دو مرحله بافاصله ۲۴ روز از ساعت ۱۰/۳۰ دقیقه صبح تا ساعت ۱۳/۳۰ دقیقه بعدازظهر اندازه گیری انجام شد. برای این منظور از دستگاه Plant Stress meter Biomontor AB پر تابل استفاده شد که در ابتدا دو گیره مخصوص پس از اطمینان از بسته بودن دریچه های 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 برگ ها در تاریکی قرار گرفته و واکنش روشنایی فتوسنتز متوقف گردد و برای این منظور برگها به مدت ۳۰ دقیقه در خاموشی قرار گرفتند و پس از سپری شدن این مدت، گیره ها به فیبر نوری دستگاه متصل گردید و دریچه گیره ها باز شدند 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_o)، حداکثر فلورسانس (F_M)، فلورسانس متغیر (F_v) پتانسیل عملکرد (F_v/F_M) و نصف زمان افزایش از (F_o) تا (F_M)، T1/2 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 اندازه گیری محتوی کلروفیل، برگ ها 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 اسپکتروفتومتر در طول موج های ۶۴۷ و ۶۶۳ نانومتر قرائت گردید و توسط فرمول های زیر محتوی کلروفیل محاسبه شدند:

$$Chl.a(mg0L^{-1}) = (12/25 * A_{663}) - (2/79 * A_{647}) * D$$

$$Chl.b(mg0L^{-1}) = (21/5 * A_{663}) - (5/1 * A_{647}) * D$$

$$Chl.ab(mg0L^{-1}) = (7/15 * A_{663}) +$$

$$(18/71 * A_{647}) * D$$

که در آن:

ChL.a+b, ChL.b, ChLa به ترتیب محتوی کلروفیل b,a و مجموع کلروفیل a+b و بر حسب میلی گرم در لیتر، A: میزان جذب نور توسط عصاره در طول موج های مربوطه
D: ضخامت خارجی کوت دستگاه اسپکتروفتومتر بر

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
۰-۳۰cm	شنی لومی	۰/۸۶	۱۱	۱۸۰	۳۷۰	۱۴۰	۱	۰/۸۷	۱/۵	۰/۶۲	۴	۴/۵	۰/۸۱	۳/۶۵	۷/۷

بالایی قرار داشت و بیشترین میزان پایداری غشای سیتوپلاسمی مربوط به تیمار T₁ بود، که با نتایج Shirmard kermanshahi و Haghparast (1997) (2003) مطابقت داشت در حالیکه میزان محتوی کلروفیل در تیمار T₁ با تیمار T₂ (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 T₂ بیشتر از T₃ 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 T₂ از میزان پایداری غشای بیشتری نسبت به T₃ برخوردار است. در مرحله اول نمونه برداری تخلیه رطوبت قابل

مطالعه جدول مقایسه میانگین (جدول ۲) نشان داد که عملکرد دانه در تیمار شاهد T₁ با مقدار ۱۱۳۹/۶۸ گرم بر مترمربع نسبت به تیمار T₃ (تنش شدید) با مقدار ۲۰۰/۵۷ گرم در مترمربع برتری معنی داری داشته است، بطوریکه تیمار T₃ به میزان ۸۲ درصد کاهش عملکرد را نشان داده است. همچنین مقایسه میانگین نشان داد که پایداری غشای سیتوپلاسمی با محتوی کلروفیل a, b و ab در گروه های آماری متفاوتی قرار گرفتند، به طوری که با افزایش سطح تنش کمترین میزان کلروفیل a, b و ab و میزان پایداری غشای سیتوپلاسمی مربوط به تیمار T₃ (تنش شدید) می باشد (جدول ۲).
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 T₂ (تنش متوسط) با تیمار شاهد T₁ 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

پایداری غشاء (میکرو زیمنس)	محتوی رطوبت نسبی (%)	محتوی کلروفیل ab (میلی گرم در متر مربع)	محتوی کلروفیل b (میلی گرم در متر مربع)	محتوی کلروفیل a (میلی گرم در متر مربع)	نصف زمان افزایش FO به FM	ظرفیت فتوشیمیایی فتوسیستم II	فلورسانس متغیر	حداکثر حدافل فلورسانس	حداقل فلورسانس	
T ₁	۶۳/۱۱ ^a	۲۷۶/۹۳ ^a	۷۴/۳۱ ^a	۲۰۲/۶۱ ^a	۸۹/۶۳ ^a	۶۸۶/۹۲ ^a	۰/۸۳۵ ^a	۱/۱۸۵ ^a	۰/۳۵۰ ^b	۴۰٪ تخلیه رطوبتی (شاهد)
T ₂	۶۴/۳۶ ^a	۲۴۶/۳۴ ^a	۶۸/۹۴ ^a	۱۷۷/۳۹ ^a	۸۰/۲۱ ^a	۶۲۰/۶۷ ^{ab}	۰/۶۷۹ ^a	۱/۱۰۷ ^a	۰/۴۳۷ ^a	۶۰٪ تخلیه رطوبتی
T ₃	۶۴/۱۷ ^a	۱۹۲/۰۷ ^b	۵۷/۱۲ ^b	۱۳۴/۹۴ ^b	۸۶/۵۰ ^a	۵۴۶/۷۵ ^b	۰/۶۳۰ ^a	۱/۱۳۴ ^a	۰/۵۰۸ ^a	۷۵٪ تخلیه رطوبتی
Microelements	تیمار عناصر کم مصرف									
M ₀	۵۳/۷۱ ^b	۶۴/۷۱ ^a	۲۴۲/۱۶ ^a	۶۸/۶۳ ^a	۱۷۳/۶۲ ^a	۸۲/۹۱ ^a	۶۳۹/۵۸ ^a	۰/۷۱۲ ^a	۱/۱۰ ^a	۰/۳۸۵ ^a شاهد
M ₂	۶۶/۲۰ ^{ab}	۶۴/۱۲ ^a	۲۲۷/۹۰ ^a	۶۳/۲۵ ^a	۱۶۴/۶۵ ^a	۸۶/۰۴ ^a	۶۱۰/۴۶ ^a	۰/۷۲۰ ^a	۱/۱۷ ^a	۰/۴۴۶ ^a ۳ لیتر در هکتار
M ₃	۷۷/۳۱ ^a	۶۲/۹۲ ^a	۲۵۴/۱۸ ^a	۶۸/۵۰ ^a	۱۷۶/۶۸ ^a	۸۷/۳۷ ^a	۶۰۴/۲۹ ^a	۰/۷۱۰ ^a	۱/۱۵ ^a	۰/۴۶۳ ^a ۵ لیتر در هکتار

میانگین های متعلق در هر کدام از صفاتی که دارای حداقل یک حرف مشترک هستند فاقد تفاوت معنی دار بر اساس آزمون دانکن مربوطه در سطح احتمال ۵ درصد می باشند.

(1993)، بنابراین کاهش ۲۰ درصدی نسبت F_v/F_m نشانه کاهش میزان حفاظت نوری بوده و همچنین دلیلی است بر اینکه تنش خشکی بر کارایی فتوسنتز 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 تنش مشخص می‌کند. همچنین Alidib et al. (1994) بیان داشتند که کاهش کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II عمدتاً بدلیل افزایش شدید انرژی برانگیختگی در گیرنده‌های کلروفیل است.

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

تأثیر تغذیه برگ‌ی عناصر کم‌مصرف 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 ۵٪ و بر قابلیت هدایت الکتریکی غشا در سطح ۱ درصد معنی‌دار شد و بر بقیه پارامترها اثر معنی‌داری نداشت. همچنین گروه‌بندی تیمارهای تغذیه برگ‌ی کم مصرف نشان داد که با افزایش سطوح تغذیه برگ‌ی میزان F_0 افزایش یافت. در واقع کمترین مقدار F_0 مربوط به تیمار M_1 (شاهد) و بیشترین مقدار F_0 مربوط به تیمار M_3 (۵ لیتر در هکتار) می‌باشد که

دسترس ۷۵٪ (تنش شدید) موجب کاهش چشم‌گیر محتوی کلروفیل گردید. در واقع محتوی کلروفیل برگ و پایداری غشای سیتوپلاسمی به افزایش سطوح تنش خشکی واکنش نشان داده بطوریکه کمترین مقدار کلروفیل و بیشترین نشت یونی مربوط به تیمار تنش 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 Arus et al. (1998c)، Liang et al. (1997) و Zelato & Yordanov (2005) مطابقت دارد. در نتایج آنها مقدار F_0 در شرایط افزایش سطوح تنش خشکی بیشترین مقدار را نسبت به شرایط بدون تنش دارا بود که نشان‌دهنده انهدام و تخریب مراکز واکنش PSII در شرایط تنش خشکی بوده است. Havaux et al. (1998) بیان نمودند که تنش خشکی به تنهایی تغییرات معنی‌داری در F_0 ایجاد نمی‌کند و معمولاً تنش گرمایی به تنهایی و یا در ترکیب با تنش خشکی می‌تواند موجب انهدام و یا تخریب مراکز واکنشی PSII شود و در نتیجه F_0 افزایش یابد، این نتایج توسط Araus et al. (1998c) و Wilson & Greaves (1993) نیز اعلام شده است. از آنجاییکه تحت شرایط آزمایش در زمان نمونه‌برداری دمای محیط بالا بود احتمالاً تنش گرمایی ایجاد شده باعث افزایش اثر تنش خشکی و در نتیجه تخریب بیشتر مراکز واکنش PSII گردیده است.

مقدار F_v/F_m در مرحله اول با افزایش سطوح تنش 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 ۲۰٪ کاهش نشان داد. با توجه به اینکه مقدار F_m در مرحله اول نمونه‌برداری ارقام سطوح آبیاری تقریباً ثابت بود و در تمام سطوح تنش در یک گروه آماری قرار گرفت بنابر این روند کاهشی F_v/F_m مربوط به کاهش F_0 تحت شرایط تنش می‌باشد. مقدار F_v/F_m نشان‌دهنده ظرفیت انتقال الکترون PSII است (Paknejad et al., 2007a)، که با عملکرد کوانتوم فتوسنتز خالص همبستگی بالایی دارد (Anonymous,

مغذی به جز بر قابلیت هدایت الکتریکی در سطح ۱ درصد معنی دار شد. بررسی اثرات متقابل نشان داد که تحت شرایط تنش شدید با افزایش سطوح تغذیه برگي 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 می توان نتیجه گرفت که تحت شرایط تنش شدید تغذیه برگي عناصر ریزمغذی نه تنها باعث بهبود وضعیت فتوسنتزی گیاه نگردیده است، بلکه خود باعث تشدید اثرات تنش خشکی در گیاه گردیده و با کاهش پایداری غشا سلول که خود نشانگر تخریب دیواره سلولی و مرگ سلول می باشد موجب ایجاد شرایط تنش 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

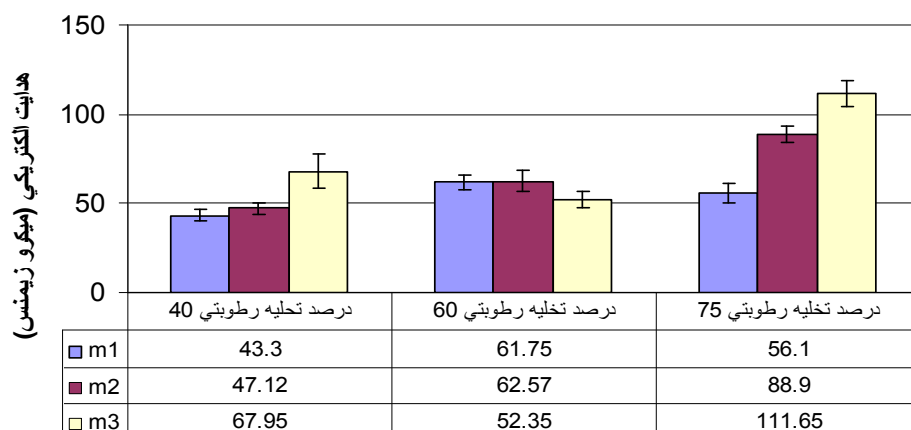
ارتباط بین عملکرد دانه (GY) و پارامترهای سریع فلورسانس کلروفیل برگ در سطوح مختلف تنش خشکی و تغذیه برگي عناصر ریزمغذی مورد ارزیابی قرار گرفت (جدول ۴). عملکرد دانه همبستگی منفی و بالایی با F_0 نشان داد ($r = -0.18^{**}$) و همچنین پارامترهای F_v ($r = 0.93^{**}$) و F_v/F_m ($r = 0.84^{**}$) نیز همبستگی مثبت و بالایی را با عملکرد دانه نشان دادند.

این مسئله بیان می کند که افزایش سطوح تغذیه برگي عناصر ریزمغذی باعث انهدام و تخریب بیشتر مراکز واکنش PSII گردیده است که این حالت معمولاً در شرایط تنش خشکی، گرمایی و یا نوری رخ می دهد (Anglopoulos et al., 1996; Araus et al., 1998b; Compos, 1998). بنابراین می توان نتیجه گرفت که احتمالاً تغذیه برگي در این سطح باعث ایجاد حالت تنش در گیاه گردیده است که در نهایت منجر به آسیب و تخریب مراکز واکنش در فتوسیستم II و در نهایت کاهش عملکرد کوانتومی می شود.

از طرفی بررسی مقایسه میانگین نشان داد که با افزایش سطوح تغذیه برگي 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) می باشد، لذا می توان نتیجه گرفت که تغذیه برگي 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 تنش خشکی و تغذیه برگي عناصر کم مصرف در مرحله اول نمونه برداری

اثر متقابل تنش خشکی و تغذیه برگي عناصر ریز



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

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) 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 نهایت باعث افزایش کارایی کوانتومی فتوسنتز خالص می‌گردد که همبستگی مثبت و بالای F_v با عملکرد نیز نشان‌دهنده این مطلب است.

اثر سطوح مختلف تنش در مرحله دوم نمونه برداری

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر تنش خشکی در مرحله دوم فقط بر پارامتر F_0 در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار بود و بر بقیه پارامترها اثر معنی‌داری نداشت. بررسی جدول مقایسه میانگین (جدول ۳) نشان داد که با افزایش سطوح تنش خشکی میزان F_0 بطور معنی‌داری زیاد شد، بطوریکه تیمار T_3 نسبت به شاهد افزایش ۱۴ درصدی را در میزان F_0 نشان داد، همچنین میزان F_v با افزایش سطوح تنش 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 تنش 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

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_0 تحت سطوح مختلف تنش کاهش یافت اما وجود همبستگی منفی بین عملکرد دانه و F_0 بیانگر آن است که احتمالاً بقیه فاکتورهای فلورسانس اثر بیشتری بر عملکرد دانه دارند، لذا جهت ارزیابی تحمل به تنش خشکی صفاتی نظیر F_v و 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 تنش می‌باشد. همچنین Araus et al. (1998b) بیشترین همبستگی را برای F_m, F_v, F_0 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 عملکرد دانه با پارامترهایی نظیر F_m, F_v و F_v/F_m می‌باشد. Moffat et al. (1990) در آزمایشی روی گندم تحت شرایط اتافک رشد نیز بیان نمودند که F_v با عملکرد دانه همبستگی منفی دارد. تحت شرایط آزمایش حاضر همبستگی زیادی بین F_v و F_v/F_m با عملکرد دانه وجود داشت که مطابق با نتایج Paknejad et al. (2007a)، Araus & Hogan (1994a)، Zelato & Yordanov (2005) می‌باشد (Masojidek et al., 1991). همبستگی بین پارامتر F_0 با تمام پارامترهای دیگر فلورسانس و محتوی کلروفیل برگ و محتوی آب نسبی و پایداری غشای سیتوپلاسمی منفی بود. همبستگی پارامتر F_v با F_v/F_m و محتوی کلروفیل برگ و پایداری غشای سیتوپلاسمی به ترتیب $(r=0/88^{**})$ ، $(r=0/66^*)$ ، $(r=0/73^*)$ بود. همبستگی مثبت و بالایی با کلروفیل a $(r=0/81^{**})$ ، کلروفیل b $(r=0/72^*)$ و کلروفیل ab $(r=0/79^{**})$ و پایداری غشای سیتوپلاسمی $(r=0/82^{**})$ داشت.

از آنجائی که نسبت F_v/F_m نشان‌دهنده ظرفیت انتقال الکترون PSI 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

واکنش در فتوسیستم II گردیده است که این حالت معمولاً تحت شرایط تنش خشکی، گرمایی و یا نوری رخ می‌دهد (منابع مورد تأیید مرحله اول...) بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که احتمالاً تغذیه برگي در این سطح باعث افزایش حالت تنش 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 معنی‌دار نشد اما بررسی مقایسه میانگین نشان داد که پایداری غشای سیتوپلاسمی تحت تأثیر سطوح مختلف عناصر ریزمغذی در گروه‌های متفاوت قرار گرفتند به طوری که بیشترین پایداری غشا مربوط به تیمار M_1 (شاهد) بود که کمترین میزان (قابلیت هدایت الکتریکی) از غشا را داشت و با افزایش سطح تغذیه برگي 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 معنی‌دار نبود. در سطوح بالای تغذیه برگي 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 تنش این مسئله توسط محققین دیگر نیز تأیید شده است (Blum & Ebercom, 1981).

می‌یابد. به عبارت دیگر در شرایط تنش، Q در حال اکسید شدن می‌باشد، بنابراین می‌توان استنباط نمود که تنش خشکی احتمالاً در جریان انتقال الکترون در واکنش مربوط به تجزیه آب در فتوسیستم II اختلال ایجاد کرده و اثر تنش در جریان انتقال الکترون بعد از اولین پذیرنده الکترون (Q) ناچیز بوده است که از این طریق میزان کارایی کوانتومی فتوسنتز خالص کاهش یافته است. تنش‌های محیطی مقدار F_v را به علت ممانعت از فتواکسیداسیون PSII کاهش می‌دهند (Araous et al., 1998c; Zelato & Yordanov, 2005).

اثر تغذیه برگي عناصر کم مصرف دوم نمونه برداری بررسی تجزیه واریانس نشان داد که اثر تغذیه برگي عناصر ریزمغذی در مرحله دوم فقط بر پارامتر F_0 در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار شد و بر بقیه پارامترها اثر معنی‌داری نداشت. بررسی جدول مقایسه میانگین (جدول ۳) نشان داد که با افزایش سطوح تغذیه برگي عناصر ریز مغذی میزان F_0 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 مقادیر F_0 نشان‌دهنده فلورسانس کلروفیل آنتن از فتوسیستم I می‌باشد (Anonymous, 1993; Wilson & Greaves, 1993) لذا به نظر می‌رسد با توجه به معنی‌دار بودن F_0 در سطوح مختلف تغذیه برگي عناصر ریزمغذی به میزان ۵ لیتر در هکتار باعث انهدام و تخریب بیشتر مراکز

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

پایداری غشاء (میکرو زمینس)	محتوی رطوبت نسبی (%)	محتوی کلروفیل ab (در مترمربع)	محتوی کلروفیل b (میلی گرم در مترمربع)	محتوی کلروفیل a (میلی گرم در مترمربع)	محتوی افزایش F_0 به FM (میلی گرم در مترمربع)	ظرفیت فتوشیمیایی فتوسیستم II	فلورسانس متغیر	فلورسانس حداکثر	حداقل فلورسانس	تیمار عناصر کم مصرف	
										Microelements	تیمار عناصر کم مصرف
T_1	۷۸۴/۸۳ ^a	۶۹/۳۲ ^a	۳۴۳۸/۳ ^a	۸۹/۰۹ ^a	۱۸۰/۶۸ ^a	۱۲۷/۲۵ ^a	۷۰۰/۹۲ ^a	۰/۶۶۰ ^a	۰/۸۹ ^a	۰/۲۳۵ ^{ab}	۴۰٪ تخلیه رطوبتی (شاهد)
T_2	۷۸۳/۴۲ ^a	۷۰/۰۹ ^a	۳۸۲۹/۴ ^a	۷۷/۰۳ ^a	۲۰۱/۶۵ ^a	۱۵۳/۲۵ ^a	۶۲۸/۱۷ ^a	۰/۵۳۷ ^{ab}	۰/۷۴۴ ^a	۰/۲۱۰ ^b	۶۰٪ تخلیه رطوبتی
T_3	۷۸۲/۷۵ ^a	۷۰/۱۷ ^a	۲۱۰۴/۸ ^a	۵۹/۸۲ ^a	۱۱۰/۵۱ ^a	۱۴۸/۹۲ ^a	۵۲۷/۴۵ ^a	۰/۳۷۲ ^b	۰/۶۳۷ ^a	۰/۲۷۰ ^a	۷۵٪ تخلیه رطوبتی
M_0	۷۴۹/۳۳ ^b	۷۰/۰۳ ^a	۳۰۴۳/۰ ^a	۸۳/۴۱ ^a	۱۵۹/۸۲ ^a	۱۵۶/۳۳ ^a	۵۶۹/۷۸ ^a	۰/۵۲۶ ^a	۰/۷۴۴ ^a	۰/۲۲۰ ^b	شاهد
M_2	۸۰۳/۹۲ ^a	۶۸/۳۰ ^a	۲۸۸۶/۱ ^a	۷۸/۱۵ ^a	۱۵۱/۶۰ ^a	۱۳۸/۱۳ ^a	۶۶۶/۵۴ ^a	۰/۵۲۲ ^a	۰/۷۵۱ ^a	۰/۲۳۲ ^{ab}	۳ لیتر در هکتار
M_3	۷۹۷/۷۵ ^{ab}	۷۱/۲۶ ^a	۳۴۴۳/۴ ^a	۶۴/۳۸ ^a	۱۸۱/۴۱ ^a	۱۳۴/۹۶ ^a	۶۲۰/۲۱ ^a	۰/۵۲۰ ^a	۰/۷۸۰ ^a	۰/۲۶۲ ^a	۵ لیتر در هکتار

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.

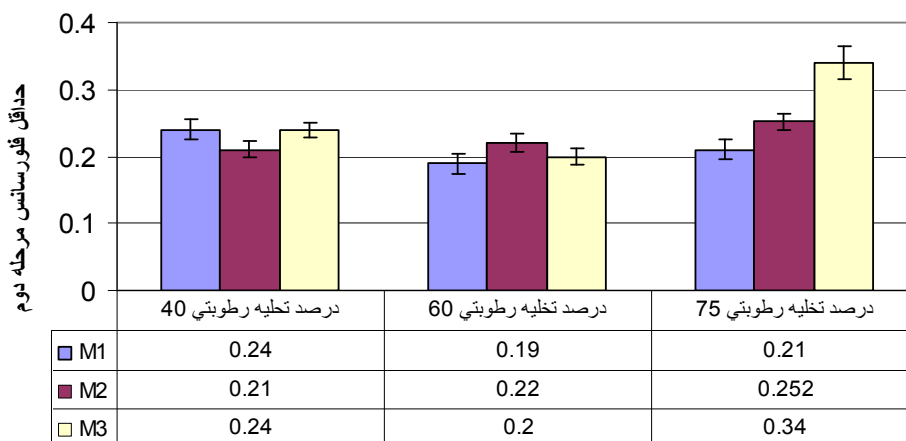
مراکز واکنش فتوسیستم II می باشد، کارایی سیستم فتوسنتزی را کاهش داده است، این مسئله با نتایج (2007a) Paknejad et al.، (1998c) Araus et al. و Lauer & Boyer (1992) مطابقت دارد.

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 ، همبستگی مثبت و بالایی دارد به طوری که میزان همبستگی آن به ترتیب با F_M ($r=0/18^{**}$)، F_V ($r=0/92^{**}$) و F_V/F_M ($r=0/76^*$) می باشد (جدول ۵) و بین عملکرد دانه و F_0 تحت سطوح مختلف تنش خشکی

اثر متقابل تنش خشکی و تغذیه برگي عناصر کم مصرف در مرحله دوم نمونه برداری

اثر متقابل تنش خشکی و تغذیه برگي 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 برگي 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 برگي عناصر کم مصرف نه تنها باعث بهبود وضعیت فتوسنتزی گیاه نگردیده است بلکه خود باعث تشدید اثر تنش خشکی در گیاه گردیده و با افزایش F_0 که خود نشانگر تخریب



شکل ۲- اثر متقابل تنش 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										
F_0	F_M	F_V	F_V/F_M	$T_{(0)1/2}$	RWC_1	CHL_{a1}	CHL_{b1}	$CHL_{(a+b)1}$	$EC1$	
$-0/18^{**}$	$0/30^{ns}$	$0/184^{**}$	$0/93^{**}$	$0/03^{ns}$	$-0/15^{ns}$	$0/18^{**}$	$0/64^{ns}$	$0/77^*$	$0/73^*$	Y1
	$0/07^{ns}$	$-0/73^*$	$-0/92^{**}$	$0/12^{ns}$	$-0/19^{ns}$	$-0/185^{**}$	$-0/182^{**}$	$-0/185^{**}$	$-0/184^{**}$	F0₁
		$0/59^{ns}$	$0/118^{ns}$	$0/64^{ns}$	$-0/57^{ns}$	$0/008^{n.s.}$	$-0/20^{ns}$	$-0/04^{ns}$	$0/14^{ns}$	FM₁
			$0/188^{**}$	$0/25^{ns}$	$-0/24^{ns}$	$0/66^*$	$0/52^{ns}$	$0/63^{ns}$	$0/73^*$	FV₁
				$-0/06^{ns}$	$-0/02^{ns}$	$0/181^{**}$	$0/72^*$	$0/79^{**}$	$0/183^{**}$	FV₁/FM₁
					$-0/71^*$	$-0/02^{n.s.}$	$-0/18^{ns}$	$-0/06^{ns}$	$0/26^{ns}$	T_{(0)1/2}
						$0/08^{n.s.}$	$0/26^{ns}$	$0/12^{ns}$	$-0/24^{ns}$	RWC₁
							$0/96^{**}$	$0/99^{**}$	$0/77^*$	CHL_{a1}
								$0/97^{**}$	$0/68^*$	CHL_{b1}
									$0/75^*$	CHL_{a+b1}

ns، *، ** 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 ₂	FM ₂	FV ₂	FV ₂ /FM ₂	T _{(2)1/2}	RWC ₂	CHla ₂	CHlb ₂	CHlab ₂	EC ₂	
-۰/۴۷ ^{ns}	۰/۸۰ ^{**}	۰/۹۲ ^{**}	۰/۷۶ [*]	-۰/۴۲ ^{ns}	-۰/۰۲ ^{ns}	۰/۵۸ ^{ns}	۰/۴۴ ^{ns}	۰/۶۰ ^{ns}	-۰/۰۵ ^{ns}	Y1
	۰/۰۶۶ ^{ns}	-۰/۲۴ ^{ns}	-۰/۱۸ ^{ns}	-۰/۳۸ ^{ns}	-۰/۱۲ ^{ns}	-۰/۰۷ ^{ns}	-۰/۹۲ ^{**}	-۰/۱۰ ^{ns}	۰/۳۴ ^{ns}	F0₂
		۰/۹۵ ^{**}	۰/۷۹ [*]	-۰/۷۳ [*]	-۰/۲۵ ^{ns}	۰/۷۱ [*]	-۰/۰۷ ^{ns}	۰/۷۱ [*]	۰/۱۳ ^{ns}	FM₂
			۰/۸۲ ^{**}	-۰/۵۹ ^{ns}	-۰/۲۰ ^{ns}	۰/۷۱ [*]	۰/۲۱ ^{ns}	۰/۷۲ [*]	۰/۰۴ ^{ns}	FV₂
				-۰/۷۹ [*]	-۰/۱۱ ^{ns}	۰/۵۱ ^{ns}	۰/۱۰ ^{ns}	۰/۵۰ ^{ns}	۰/۴۸ ^{ns}	FV₂/FM₂
					۰/۰۰۶ ^{ns}	-۰/۲۹ ^{ns}	۰/۳۳ ^{ns}	-۰/۲۸ ^{ns}	-۰/۵۸ ^{ns}	T_{(2)1/2}
						-۰/۲۱ ^{ns}	۰/۳۹ ^{ns}	-۰/۱۸ ^{ns}	-۰/۰۲ ^{ns}	RWC₂
							-۰/۰۰ ^{ns}	۰/۹۹ ^{**}	۰/۱۴ ^{ns}	CHa₂
								۰/۰۳ ^{ns}	-۰/۳۴ ^{ns}	CHb₂
									۰/۱۲ ^{ns}	CHab₂

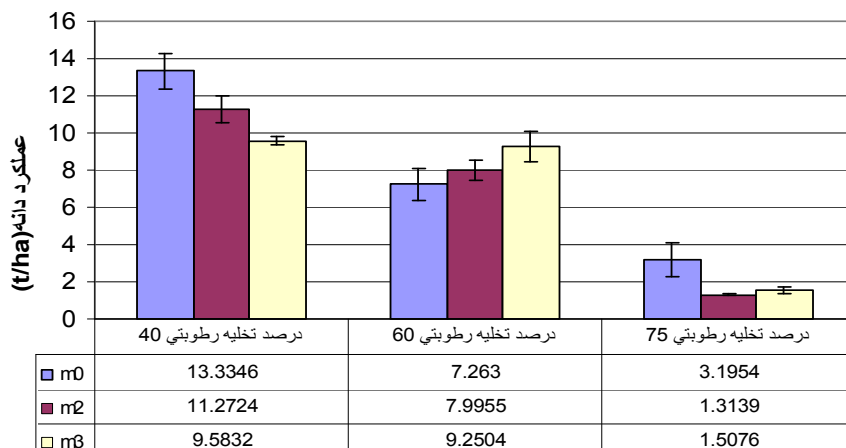
ns, *, ** به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

همبستگی مثبت و معنی داری با F_v , F_v/F_m و محتوی کلروفیل a , ab و همبستگی منفی با $T_{1/2}$ ($r = -0.73^*$) از خود نشان داد (جدول ۵).

نتیجه گیری کلی

نتایج آزمایش نشان داد که پارامترهای اندازه گیری شده تحت شرایط تنش خشکی می تواند به عنوان معیاری در جهت تعیین شدت تنش باشد. همچنین معیاری F_m و حتی F_v , F_v/F_m برای ارزیابی شدت تنش است. از طرفی وجود همبستگی بالا بین عملکرد دانه با پارامترهایی نظیر محتوی کلروفیل و پایداری غشاء، می توان نتیجه گرفت که این پارامترها نیز معیار خوبی برای تعیین عملکرد بالاتر تحت شرایط تنش هستند. بررسی اثر متقابل بین تنش خشکی و تغذیه برگي عناصر ریزمغذی نشان داد که افزایش سطوح تغذیه برگي اثر تنش خشکی را تشدید نموده است.

در مرحله دوم نیز مثل مرحله اول کاهش نشان داد اما وجود همبستگی منفی بین عملکرد دانه و F_0 بیانگر اهمیت زیاد پارامتر F_0 بر عملکرد دانه می باشد، همچنین از آنجایی که بقیه فاکتورهای فلورسانس نظیر F_0 , F_v/F_m (مانند مرحله اول) و F_v , F_m (مرحله دوم) همبستگی مثبت و بالایی با عملکرد دانه نشان دادند، لذا به نظر می رسد جهت ارزیابی تحمل به تنش خشکی پارامترهای قابل اطمینان تری باشند. این نتایج با نتایج Arous et al. (1998b) و Paknejad et al. (2007a) مطابقت دارد و با نتایج Moffat et al. (1990) که بیان نمودند F_v با عملکرد دانه همبستگی منفی دارد و نیز با نتایج Arous et al. (1998c) که کمترین همبستگی عملکرد دانه را با F_v/F_m بیان نمود مغایرت داشت. همبستگی F_0 با بقیه پارامترهای فلورسانس و نیز با محتوی کلروفیل و پایداری غشاء منفی بود، همچنین F_v همبستگی مثبت و بالایی با محتوی کلروفیل a و ab نشان داد. ارتباط بین F_v/F_m با F_0 و F_m مثبت و معنی دار بود و نیز F_m



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

REFERENCES

1. 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.
2. Angelopoulos, K., Dichio, B. & Xiloyannis, C. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress & rewatering. *Exp Botany*, 47, 1093-1100.
3. Anonymous. (1993). *An introduction to fluorescence measurements with the plant efficiency analyzer*. (PEA) Hansatech Instruments Ltd. England.
4. 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.
5. 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.
6. 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. *Field Crop Research*, 55, 209-223.
7. Bilger, W., Schreiber, U. & Bock, M. (1995). Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*, 102(4), 425-432.
8. Blum, A. & Ebercon, A. (1981). Cell Membrane Stability as a measure of Drought, Heat tolerance in wheat. *Crop Sci*, 21, 43-46
9. Castrillo, M. & Trujillo, I. (1994). Ribulose-1-5, biphosphate carboxylase activity & chlorophyll & protein content in two cultivars of French bean plants under water stress & rewatering. *Photosynthetic*, 30, 175-181.
10. Comic, G. & Briatais, J. M. (1991). Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ & O₂ reduction in a C3 leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentration & during drought stress. *Planta*, 183, 178-184.
11. 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,
12. 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.
13. 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 et zootechnica, Vol. 4, Special number. In: Proceedings of the international scientific conference on the occasion of the 55th 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 CO₂ 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 tender (*Triticum aestivum* L.) adapted a la secheresse par I mesure de I extinction de la et de ble tender (*Triticum aestivum* L.) adapted a la secheresse par I mesure de I extinction de la fluorescence de la chlorophylle in viva. *Agronomie*, 8(3), 193-199.
21. Kuchaki, A., Soltani, A. & Azizi, M. (1997). *Plant ecophysiology*. Mashhad's Jihad Publisher. Vol 1. P. 271. (In Farsi).
22. Lauer, M. J. & Boyer, J. S. (1992). Internal CO₂ 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 envairmental limited. In: Proceeding of the 3rd 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 Institue. 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. & Paujzen, 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 fluorensce 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 Siences*, (1), 138-148. (In Farsi).
31. Pessarkli, M. (1999). *Handbook Of plant & crop stress*. Mlicea. Dekker.
32. Scantsciarnugnozza, G., Deangelis, P., Matteucci, G. & Valentini, R. (1996). Long-term exposure to elevated CO₂ 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 Sofflowr cultivars*. M. Sc. thesis, Islamik Azad Uneversiy. 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 fluorensce in Bean plants*. Department of physiology and biochemistry, Agriculctural, University-plovdiv 4000 plovdiv, Bulgari.