



پژوهی کشاورزی

دوره ۱۶ ■ شماره ۴ ■ زمستان ۱۳۹۳
صفحه‌های ۹۳۳-۹۴۳

اثر تنش خشکی و روش کاشت بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی دو رقم نخود (*Cicer arietinum L.*)

لاله عباسلو^۱, سیدعبدالرضا کاظمینی^{۲*}, محسن عدالت^۳ و علی دادخایی^۴

۱. دانشجوی ساق کارشناسی ارشد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران
۲. دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران
۳. استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران
۴. استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۳/۰۳/۲۸

تاریخ وصول مقاله: ۱۳۹۲/۰۸/۲۸

چکیده

به منظور بررسی تأثیر تنش خشکی در مراحل مختلف رشد و روش کاشت بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی دو رقم نخود "آرمان" و "آزاد" آزمایشی در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز به صورت اسپلیت فاکتوریل در قالب طرح بلوك I₂=I₁ قطع آبیاری در زمان گلدهی a و قطع آبیاری در دو هفته پس از سبز شدن =I₃ و فاکتور فرعی شامل ترکیبی از دو رقم نخود ("آرمان" و "آزاد") و روش کاشت (کرتی، درون جوی و روی پشتہ) بود. نتایج نشان داد که شاخص سطح برگ، هدایت روزنامه‌ای، سرعت فتوسترنز، مقدار کلروفیل a و b و کلروفیل کل تحت تأثیر تنش خشکی کاهش و مقدار پرولین افزایش یافت. رقم "آزاد" در مقایسه با رقم "آرمان" دارای شاخص سطح برگ، هدایت روزنامه‌ای، سرعت فتوسترنز و کلروفیل بیشتری بود. بیشترین میزان فتوسترنز در تیمار آبیاری کامل ۱۶/۰۹ میکرومول بر متر مربع بر ثانیه (به دست آمد) و با اعمال تنش آبی در مرحله دو هفته پس از سبز شدن و گلدهی، فتوسترنز به ترتیب ۲۵/۷۹ و ۱۴/۲۳ درصد کاهش یافت. نتایج تحقیق حاضر نشان داد که رقم "آزاد" و کاشت روی پشتہ به دلیل سرعت فتوسترنز بیشتر و کاهش کمتر هدایت روزنامه‌ای، عملکرد بیشتری دارند و در منطقه مورد مطالعه قابل توصیه‌اند.

کلیدواژه‌ها: پرولین، فتوسترنز، قطع آبیاری، کاشت روی پشتہ، هدایت روزنامه‌ای.

تغییرات بیوشیمیایی نیز به وجود می‌آید [۱۰]. سازوکارهای تحمل خشکی به‌ویژه در شرایط تنفس شدید، شامل فرایندهایی در سطح سلول است که از مهم‌ترین آنها می‌توان به تنظیم اسمزی اشاره کرد. پرولین به عنوان یکی از ترکیبات مؤثر در این فرایند، اسید آمینه‌ای است که به طور طبیعی در بسیاری از گیاهان عالی وجود دارد و معمولاً غاظت آن در واکنش به تنفس‌های محیطی افزایش می‌یابد [۵]. در مطالعات دیگری روی نخود، کاهش پروتئین‌های محلول و تجمع اسیدهای آمینه اسید اسپاراتیک، اسید گلوتامیک، پرولین، لوسین و آرژنین در اثر تنفس خشکی نشان داده شده است [۳۴]. افزایش تجمع پرولین در برگ نخود، سازوکاری برای تعديل اسمزی تحت شرایط تنفس آبی معروف شده است [۲۹]. تحقیقات درباره ۴۹ ژنتوتیپ نخودفرنگی نشان داد غاظت قندهای محلول در گیاهان در معرض تنفس در مقایسه با گیاهان شاهد بسته به ژنتوتیپ بین یک‌ونیم تا هفت برابر افزایش می‌یابد [۳۳]. در شرایط تنفس، کاهش نرخ فتوستتری ممکن است به‌دلیل محدودیت‌های بیوشیمیایی ناشی از کمبود آب از قبیل کاهش رنگدانه‌های فتوستتری به خصوص کلروفیل‌ها باشد [۲۴]. تنفس کمبود آب در گیاه ذرت و گندم مقدار کلروفیل را به‌طور معناداری کاهش داد [۲۸]. با افزایش تنفس خشکی، مقدار کلروفیل پرگ کاهش پیدا می‌کند، ولی نسبت کلروفیل a/b افزایش می‌یابد [۶]. کاهش مقدار کلروفیل همراه با کاهش پتانسیل آبی خاک در گیاهانی نظیر آفتابگردان [۳۷] و توتون [۳۱] نیز گزارش شده است. روش کاشت می‌تواند بر نحوه سبز شدن و میزان رشد گیاهان زراعی تأثیر بگذارد و به کاهش مصرف آب و افزایش بازده آب آبیاری همراه با افزایش عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه منجر شود [۱۷].

اعمال کم آبیاری بدون برنامه‌ریزی دقیق ممکن است به کاهش رشد و تولید محصولات زراعی بینجامد و تعیین

۱. مقدمه

حبوبات از منابع مهم تأمین‌کننده پروتئین در رژیم غذایی بسیاری از مردم است [۱]. نخود دومین گیاه مهم از گروه حبوبات در جهان است که به‌دلیل هزینه کم تولید، سازگاری وسیع آب‌وهایی، استفاده در تناوب گیاهی و توانایی ثابت نیتروژن اتمسفری یکی از مهم‌ترین گیاهان لگوم در سیستم کشاورزی پایدار به شمار می‌رود [۳۵].

تنفس خشکی مهم‌ترین تنفس غیرزیستی است و سبب کاهش رطوبت، پتانسیل اسمزی و پتانسیل آبی گیاه، کاهش آماس سلول، بسته شدن روزنه‌ها و درنهایت، کاهش رشد گیاه می‌شود. تنفس خشکی بسته به منطقه جغرافیایی و شرایط آب‌وهایی در طول فصل رشد می‌تواند عملکرد نخود را ۳۰ تا ۶۰ درصد کاهش دهد [۲۱]. میزان فتوستتر عامل اصلی تعیین‌کننده رشد و عملکرد گیاهان است و توانایی حفظ آن در صورت وجود تنفس‌های محیطی برای حفظ ثبات عملکرد مهم است. چنانچه شدت تنفس به حدی باشد که تأثیر زیادی بر فتوستتر داشته باشد و اختلالات عمده‌ای در پدیده‌های فیزیولوژیک گیاه به وجود آورد، رشد گیاه متوقف خواهد شد و گیاه از بین خواهد رفت [۲۲]. عوامل محدودکننده فتوستتر در شرایط تنفس آبی شامل عوامل محدودکننده روزنه‌ای - که منجر به کاهش انتشار CO_2 به فضای بین‌سلولی در اثر کاهش هدایت روزنه‌ای می‌شود - و عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای - که ناشی از اثر مستقیم کمبود آب بر فرایندهای بیوشیمیایی است - می‌شود [۳۸]. میزان کاهش فتوستتر به شدت تنفس و مرحله‌ای که تنفس اتفاق می‌افتد بستگی دارد [۲۰].

در آزمایشی روی سه رقم نخود مشخص شد که کمبود آب به‌طور معناداری سبب کاهش فتوستتر خالص، هدایت روزنه‌ای و تعرق شد [۲۳]. در شرایط کمبود آب در گیاهان، علاوه بر تغییرات فیزیولوژیک و مورفو‌لوجیک،

بزرگی کشاورزی

اثر تنش خشکی و روش کاشت بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیابی دو رقم نخود (*Cicer arietinum L.*)

صفات سرعت فتوستتر، تعرق، هدایت روزنها و مقاومت روزنها در زمان پر شدن نیام از هر کرت فرعی، چهار بوته به طور تصادفی انتخاب شد و در ساعت ۱۲ تا ۲ بعداز ظهر که زمان حداکثر تشعشع خورشیدی بود با کمک دستگاه فتوستترمتر Lci از شرکت ADC-England ویژگی‌های مورد نظر اندازه‌گیری و میانگین بوته‌ها محاسبه و تعیین شد. برای اندازه‌گیری سطح برگ به روش تخریبی در زمان پر شدن نیام و پس از جدا کردن برگ از ساقه از دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ (Delta-T Device) استفاده شد.

اندازه‌گیری مقدار پرولین طبق روش بیتس [۸] و با استفاده از روابط زیر بدست آمد:

$$(1) \quad (\text{مقدار نمونه} / ۵ \text{ گرم}) \times \{ (a_{520} \times ۴) / ۱۱۵ / ۵ \}$$

= میکرومول پرولین در هر گرم برگ تازه در این رابطه، a_{520} : میزان جذب در طول موج ۵۲۰ نانومتر بر حسب میکروگرم در میلی لیتر (ppm) است.

مقدار کلروفیل از روش آرنون (۷) و با استفاده از روابط زیر بدست آمد:

$$(2) \quad = (w \times ۱۰۰ / v \times ۶۴۵a) / (۶۶۳a / ۷ / ۱۲) - ۶۹ / ۲$$

میلی گرم کلروفیل a در هر گرم برگ تازه در این رابطه، w : میزان جذب در طول موج ۶۶۳

نامتر؛ v : میزان جذب در طول موج ۶۴۵ نانومتر؛ a : حجم نهایی نمونه (۱۰ میلی لیتر)؛ w : وزن تر نمونه ۰/۵ گرم) است.

شایان ذکر است که از استون ۸۰ درصد به عنوان شاهد استفاده شد.

کلیه محاسبات آماری مورد نیاز با استفاده از نرم افزارهای MSTAT-C، اکسل و SAS انجام گرفت و برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون $LSD_{5\%}$ استفاده شد.

زمان کم آبیاری که همراه با حداقل خسارت باشد راهکاری مناسب است که ضمن صرفه‌جویی در مصرف آب، سبب دستیابی به محصول بهینه می‌شود، ازین رو هدف پژوهش حاضر، بررسی تنش خشکی در روش‌های مختلف کاشت در دو رقم نخود بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیابی است.

۲. مواد و روش‌ها

به منظور بررسی اثر تنش خشکی و روش کاشت بر سرعت فتوستتر و دیگر خصوصیات فیزیولوژیک نخود، آزمایشی در سال ۱۳۹۰ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز، واقع در باجگاه (۱۴ کیلومتری شمال شرقی شیراز) اجرا شد. آزمایش به صورت اسپلیت پلات فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی در چهار تکرار انجام گرفت که فاکتور اصلی تنش خشکی (آبیاری در مرحله مراحل رشد = I_1 (به عنوان شاهد)، قطع آبیاری در مرحله گلدهی = I_2 (به عنوان تنش ملایم و قطع آبیاری در دو هفته پس از سیز شدن = I_3 (به عنوان تنش شدید))؛ و فاکتور فرعی ترکیبی از دو رقم نخود ('آرمان' و 'آزاد') و سه روش کاشت (کرتی، کاشت درون جوی و کاشت روی پشتہ با فاصله ۶۰ سانتی متر از یکدیگر) بود که براساس تراکم ثابت ۲۰ بوته در متر مربع در کرت‌هایی به ابعاد $۳ \times ۲ / ۴$ متر کاشت شد. ارقام به کاررفته جزء ارقام بذر درشت و پابلند و مختص مناطق خنک و معتدل‌اند.

میانگین دما و بارندگی‌های ماههای فروردین تا تیر از ایستگاه هواشناسی سینوپتیک باجگاه تهیه شد (جدول ۱). کود سوپرفسفات تریپل و نیتروژن مورد نیاز به ترتیب براساس ۵۰ و ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار به کرت‌ها داده شد. به منظور جلوگیری از نشت آب به کرت‌های مجاور بین هر کرت پشتہ‌ای به عرض یک متر ایجاد شد. کنترل علف‌های هرز از طریق وجین دستی صورت گرفت. برای اندازه‌گیری

جدول ۱. میانگین دما و بارندگی در فصل رشد نخود و بلندمدت (۳۰ ساله) در منطقه باجگاه

ماه	متوسط دما (°C)	دوره آزمایش		بارندگی (mm)
		بلندمدت	دوره آزمایش	
فروردین	۱۱/۸۱	۱۱/۰	۱۵/۵	۴۴/۲
اردیبهشت	۱۷/۶۶	۱۵/۷	۰	۱۲/۱
خرداد	۲۳/۲۴	۲۰/۲	۰	۰/۷
تیر	۲۹/۷۸	۲۳/۸	۰	۰/۳
مرداد	۲۹/۷۷	۲۳/۷	۰	۰/۲

جدول ۲. تجزیه واریانس برخی صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی

منابع تغییرات S.O.V									
							درجه آزادی	شاخص سطح برگ	هدایت روزنایی
								کل پرولین	کلروفیل کل
تکرار (r)							۳	۰/۰۰۲	ns
(a)	تنش آبی	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	۲	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱
(Ea)	خطای کرت اصلی	۰/۰۰۵	۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۷	۰/۱۹	۶	۰/۰۰۴	۰/۰۰۶
(b)	رقم	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱
(c)	روش کاشت	ns	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	۲	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱
(a × b)	تنش آبی × رقم	< ۰/۰۰۰۱	ns	ns	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	۲	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱
(a × c)	تنش آبی × روشن کاشت	ns	ns	ns	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	۴	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱
(b × c)	رقم × روشن کاشت	ns	ns	< ۰/۰۰۰۱	ns	< ۰/۰۰۰۱	۲	ns	< ۰/۰۰۰۱
(a × b × c)	تنش آبی × رقم × روشن کاشت	ns	ns	ns	< ۰/۰۰۰۱	< ۰/۰۰۰۱	۴	ns	< ۰/۰۰۰۱
Ebc	خطای کرت فرعی	۰/۰۱	۰/۰۰۰۰۸	۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۸	۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۳	۴۵
Cv		۱/۱۶	۴/۶۴	۵/۷۸	۵/۵۵	۲/۱۰	۵/۷۶	۲/۴۳	

‘آزاد’ دارای شاخص سطح برگ بیشتری بود (جدول ۴).

بیشترین و کمترین میزان شاخص سطح برگ به ترتیب در تیمار I₁ و رقم ‘آزاد’ (۲/۸۷) و در تیمار I₃ و رقم ‘آرمان’ (۲/۱۰) مشاهده شد (جدول ۴). شاخص سطح برگ بالاتر در گیاه نخود در شرایط بدون تنش نسبت به شرایط تنش توسط محققان دیگر تأیید شده است [۲، ۳].

۳. نتایج و بحث

۱.۳. شاخص سطح برگ

با اعمال تنش آبی در مرحله دو هفته پس از سبز شدن و گلدهی، شاخص سطح برگ به ترتیب به میزان ۲۴/۷۳ و ۱۸/۷۳ درصد در مقایسه با آبیاری کامل به طور معناداری کاهش یافت (جدول‌های ۲ و ۳). نتایج برهمکنش تنش آبی و رقم نشان داد که در هر سطحی از تنش آبی، رقم

بزرگی کشاورزی

اثر تنفس خشکی و روش کاشت بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی دو رقم نخود (*Cicer arietinum L.*)

جدول ۳. اثر اصلی تیمارها بر برخی از پارامترهای فیزیولوژیک و بیوشیمیایی نخود

تیمار	هدایت روزنایی (mol/m ² s)	شاخص سطح برگ	کلروفیل a (mg/g fw)	کلروفیل b (mg/g fw)	کلروفیل کل (mg/g fw)	پرولین (µmol/g fw)
I ₁	۰/۴۴ ^a	۲/۸۳ ^a	۰/۰۶۹ ^a	۰/۱۷ ^a	۰/۰۲۴ ^a	۲/۵۵ ^c
I ₂	۰/۲۹ ^b	۲/۷۰ ^b	۰/۰۶۷ ^b	۰/۱۴ ^b	۰/۰۲۱ ^b	۹/۵۶ ^b
I ₃	۰/۱۸ ^c	۲/۱۳ ^c	۰/۰۴۸ ^c	۰/۰۹ ^c	۰/۰۱۳ ^c	۱۹/۷۰ ^a
آرمان	۰/۲۸ ^b	۲/۳۶ ^b	۰/۰۵۶ ^b	۰/۱۳ ^b	۰/۰۱۹ ^b	۱۰/۶۵ ^a
آزاد	۰/۳۲ ^a	۲/۴۸ ^a	۰/۰۶۶ ^a	۰/۱۴ ^a	۰/۰۲۱ ^a	۱۰/۵۵ ^b
درون جوی	۰/۲۶ ^c	۲/۴۰ ^b	۰/۰۶ ^a	۰/۱۳ ^b	۰/۰۲۰ ^a	۱۰/۵۹ ^a
روش کاشت	۰/۳۶ ^a	۲/۴۹ ^a	۰/۰۶ ^a	۰/۱۴ ^a	۰/۰۲۰ ^a	۱۰/۶۲ ^a
کرتی	۰/۲۸ ^b	۲/۳۸ ^b	۰/۰۵ ^b	۰/۱۳ ^b	۰/۰۱۹ ^b	۱۰/۵۹ ^a

-I₁- آبیاری کامل، I₂- قطع آبیاری در مرحله گلدهی (تنش ملایم) و I₃- قطع آبیاری دو هفته پس از سبز شدن (تنش شدید) میانگین‌های با حداقل یک حرف مشابه در هر ستون برای هر صفت و هر فاکتور مطابق آزمون LSD اختلاف معناداری ندارند.

جدول ۴. اثر برهمکنش تنفس آبی و رقم بر شاخص سطح برگ، فتوسترات، هدایت روزنایی و مقدار پرولین در نخود

رقم	سطوح تنفس	شاخص سطح برگ	هدایت روزنایی (mol/m ² s)	فوسترات (µmol/m ² s)	پرولین (µmol/g fw)
I ₁	۲/۷۹ ^b	۰/۴۷ ^a	۱۴/۹۹ ^b	۱۴/۹۹ ^b	۲/۵۹ ^d
I ₂	۲/۲۰ ^d	۰/۲۳ ^d	۱۲/۹۹ ^d	۱۰/۹۵ ^e	۹/۵۴ ^c
I ₃	۲/۱۰ ^e	۰/۱۴ ^e	۱۰/۹۵ ^e	۱۹/۸۲ ^a	۱۹/۸۲ ^a
I ₁	۲/۸۷ ^a	۰/۴۰ ^b	۱۷/۱۹ ^a	۱۷/۱۹ ^a	۲/۵۰ ^d
I ₂	۲/۴۰ ^c	۰/۳۵ ^c	۱۴/۶۲ ^c	۱۴/۶۲ ^c	۹/۵۷ ^c
آزاد	۲/۱۶ ^d	۰/۲۲ ^d	۱۲/۹۴ ^d	۱۲/۹۴ ^d	۱۹/۵۷ ^b

-I₁- آبیاری کامل، I₂- قطع آبیاری در مرحله گلدهی (تنش ملایم) و I₃- قطع آبیاری دو هفته پس از سبز شدن (تنش شدید) میانگین‌های با حداقل یک حرف مشابه در هر ستون برای هر صفت مطابق آزمون LSD اختلاف معناداری ندارند.

کاشت روی پشتہ (۲/۴۹) و کمترین در روش کاشت کرتی (۲/۳۸) به دست آمد، اما از نظر آماری تفاوت معناداری بین روش کاشت کرتی و درون جوی وجود نداشت (جدول ۳). میزان سطح برگ تولیدی متأثر از شدت نور، رطوبت و مواد غذایی در دسترس گیاه است [۹]. به نظر می‌رسد روش کاشت روی پشتہ به دلیل حجم بیشتر خاک، حفظ

نتایج نشان داد که اثر برهمکنش رقم و روش کاشت بر شاخص سطح برگ معنادار نبود (جدول ۲). رقم آزاد به طور معناداری به میزان ۴/۸۴ درصد شاخص سطح برگ بیشتری نسبت به رقم آرمان داشت (جدول ۳). اثر روش‌های مختلف کاشت بر میزان شاخص سطح برگ معنادار بود و بیشترین میزان شاخص سطح برگ در روش

جمله مهم‌ترین دلایل بسته شدن روزنه در اثر تنفس خشکی در مرحله رویشی است. بسته شدن روزنها از جمله اولین پاسخ‌های گیاه به تنفس خشکی است و تصور می‌شود که علت اصلی اختلال فتوستتر ناشی از خشکی است، بسته شدن روزنها مقدار CO_2 در دسترس برای سلول‌های مزووفیل را محدود می‌کند [۱۲].

اثر روش کاشت و برهمکنش آن با رقم بر میزان هدایت روزنها معنادار بود (جدول ۲) و در هر دو رقم، کاشت روی پشت به طور معناداری دارای میزان هدایت روزنها بیشتری نسبت به دو روش دیگر کاشت بود (جدول ۵). معنادار بودن برهمکنش تنفس آبی و روش کاشت بر میزان هدایت روزنها نشان داد که بیشترین میزان هدایت روزنها به ترتیب در تیمار I₁ و روش کاشت روی پشت (۰/۵۲ مول بر متر مربع بر ثانیه) و کمترین میزان آن در تیمار I₃ و روش کاشت درون جوی (۰/۱۵ مول بر متر مربع بر ثانیه) بود (جدول ۶). به طور کلی، تنفس آبی به طور معناداری سبب کاهش میزان هدایت روزنها شد و در مقایسه با آبیاری نرمال بیشترین کاهش در روش کاشت درون جوی و در تیمارهای I₃ و I₂ به ترتیب به میزان ۶۲/۵ و ۴۰/۰ در برابر ۰/۱۵ و ۰/۴۰ در برابر ۰/۲۴ درصد بود (جدول ۶).

بیشتر رطوبت و ریشه‌زنی مناسب‌تر سبب جذب بهتر مواد غذایی از خاک می‌شود. تحقیقات نشان داد که در شرایط خشکی، برگ‌ها کوچک‌تر و تعداد آنها کمتر می‌شود. کاهش تعداد برگ در زمان تنفس می‌تواند به علت پیری زودرس، عاملی برای کاهش تعرق و رسیدگی زودتر گیاه در شرایط تنفس خشکی باشد [۲۵، ۳۶].

۲.۳. هدایت روزنها

اثر فاکتورهای اصلی و برهمکنش دوگانه تنفس آبی با رقم و روش کاشت معنادار بود (جدول ۲). نتایج برهمکنش تنفس و رقم نشان داد که اعمال تنفس آبی در هر مرحله‌ای از رشد سبب کاهش هدایت روزنها در هر دو رقم شد، ولی درصد کاهش در رقم "آرمان" بیشتر بود، به گونه‌ای که این کاهش در رقم "آرمان" در تنفس شدید و ملایم نسبت به شاهد به ترتیب به میزان ۷۰/۲۱ و ۰/۴۷ در برابر ۰/۱۴ و ۵۱/۰۶ درصد (۰/۴۷ در برابر ۰/۲۳)، و در رقم "آزاد" ۰/۴۰ در برابر ۰/۲۲ و ۱۲/۵ درصد (۰/۴۰ در برابر ۰/۴۰) بود (جدول ۴). همچنین برخی از محققان به نتیجه مشابهی در برنج دست یافته‌ند [۱۱]. تجمع اسید آبسزیک در سلول‌های محافظ روزن در اثر انتقال پیام تنفس از ریشه به برگ [۱۳] و کاهش محتوای نسبی آب برگ [۳۲] از

جدول ۵. اثر برهمکنش رقم و روش کاشت بر فتوستتر، هدایت روزنها و کلروفیل b در نخود

رقم	روش کاشت	هدایت روزنها (mol/m ² s)	فتوستتر ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	کلروفیل b (mg/g fw)
آرمان	درون جوی	۰/۲۵ ^d	۱۲/۶۶ ^d	۰/۰۵ ^c
آزاد	روی پشت	۰/۳۶ ^a	۱۳/۷۵ ^c	۰/۰۶ ^b
آزاد	کرتی	۰/۲۳ ^c	۱۲/۷۰ ^d	۰/۰۵ ^c
آزاد	درون جوی	۰/۲۷ ^c	۱۴/۷۸ ^b	۰/۰۷ ^a
آزاد	روی پشت	۰/۳۶ ^a	۱۵/۲۱ ^a	۰/۰۶ ^b
آزاد	کرتی	۰/۳۴ ^b	۱۴/۷۵ ^b	۰/۰۶ ^b

میانگین‌های با حداقل یک حرف مشابه در هر ستون برای هر صفت مطابق آزمون LSD اختلاف معناداری ندارند.

پژوهش‌گزاری

دوره ۱۶ ■ شماره ۴ ■ زمستان ۱۳۹۳

اثر تنفس خشکی و روش کاشت بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی دو رقم نخود (*Cicer arietinum L.*)

جدول ۶. اثر برهمکنش تنفس آبی و روش کاشت بر فتوستترز، هدایت روزنها و کلروفیل b در نخود

سطوح تنفس	روش کاشت	هدایت روزنها (mol/m ² s)	فتوستترز (μmol/m ² s)	کلروفیل b (mg/g fw)
I ₁	درون جوی	۰/۴۰ ^b	۱۵/۷۹ ^b	۰/۰۷ ^a
I ₁	روی پشتہ	۰/۵۲ ^a	۱۶/۴۴ ^a	۰/۰۷ ^a
I ₂	کرتی	۰/۳۹ ^b	۱۶/۰۳ ^b	۰/۰۶ ^b
I ₂	درون جوی	۰/۲۴ ^c	۱۴/۰۳ ^c	۰/۰۷ ^a
I ₂	روی پشتہ	۰/۳۳ ^c	۱۴/۷۱ ^d	۰/۰۶ ^b
I ₂	کرتی	۰/۲۹ ^d	۱۳/۶۷ ^d	۰/۰۶ ^b
I ₃	درون جوی	۰/۱۵ ^h	۱۱/۹۸ ^f	۰/۰۵ ^c
I ₃	روی پشتہ	۰/۱۷ ^g	۱۲/۳۶ ^e	۰/۰۴ ^d
I ₃	کرتی	۰/۱۶ ^h	۱۱/۴۹ ^g	۰/۰۴ ^d

I₁ آبیاری کامل، I₂ قطع آبیاری در مرحله گلدهی (تنفس ملایم) و I₃ قطع آبیاری دو هفته پس از سبز شدن (تنفس شدید). میانگین‌های با حداقل یک حرف مشابه در هر ستون برای هر صفت مطابق آزمون LSD اختلاف معناداری ندارند.

(جدول ۴). این کاهش را می‌توان به نقصان هدایت روزنها نسبت داد، به صورتی که تحت تنفس شدید (در مرحله دو هفته پس از سبز شدن) رقم "آرمان" در مقایسه با شاهد (۰/۴۷ در برابر ۰/۱۴) ۷۰ درصد و رقم "آزاد" ۴۵ درصد کاهش نشان داد (جدول ۳). کاهش فعالیت‌های بیوشیمیایی فتوستترزی در تنفس خشکی، بیشتر به علت کاهش هدایت روزنها و درنتیجه کاهش غلظت گازکربنیک در محیط کلروپلاست است [۲۶].

نتایج برهمکنش روش کاشت و رقم نشان داد که در هر دو رقم با کاشت روی پشتہ، میزان فتوستترز به طور معناداری افزایش یافت و بیشترین میزان فتوستترز در رقم "آزاد" بدست آمد (جدول ۵). از این‌رو، در روش کاشت روی پشتہ، به دلیل تجمع بیشتر خاک برای بوته‌ها، نگهداری مقدار رطوبت بیشتری نسبت به خاک فشرده کف جوی امکان‌پذیر بود و همین رطوبت بیشتر می‌تواند عاملی

۳.۰.۳. فتوستترز

سرعت فتوستترز به طور معناداری تحت تأثیرات ساده و برهمکنش تیمارها قرار گرفت (جدول ۲). در شرایط تنفس خشکی، گیاه با کاهش تعداد و کوچک‌تر کردن برگ، سطح فتوستترزکننده خود را کاهش می‌دهد و در پی کاهش سطح برگ، ظرفیت فتوستترزی گیاه کاهش می‌یابد و این رویداد سبب تلفات بیشتر سطح برگ و کاهش سطح فتوستترزکننده می‌شود [۱۶]. رقم "آزاد" تحت آبیاری نرمال دارای بیشترین میزان فتوستترز (۱۷/۱۹ میکرومول بر متر مربع بر ثانیه) بود و کمترین میزان فتوستترز در تنفس شدید، تیمار I₃ و رقم "آرمان" ۱۰/۹۵ میکرومول بر متر مربع بر ثانیه) مشاهده شد (جدول ۴).

با اعمال تنفس خشکی، سرعت فتوستترز کاهش یافت که این کاهش تحت تنفس I₃ و I₂ در رقم "آرمان" به ترتیب ۱۴/۹۹ (۱۴/۹۹ در برابر ۱۰/۹۵) و ۱۳/۳۴ (۱۳/۳۴ در برابر ۱۰/۹۵) و در رقم "آزاد" ۲۴/۷۲ (۲۴/۷۲ در برابر ۱۷/۱۹) در برابر ۱۲/۹۹ (۱۲/۹۹ در برابر ۱۷/۱۹) بود.

بالای فتوستز با شاخص سطح برگ (جدول ۷) خود تأیید کننده این مطلب است. به نظر می‌رسد با کاهش سطح برگ از یک طرف و بسته شدن روزنها ناشی از تنفس خشکی و نیز کاهش فعالیت‌های پروتوپلاسمی و تشییت گاز کربنیک، شرایطی برای کاهش سنتز پروتئین و کلروفیل فراهم شد که خود کاهش تقلیل فرایند فتوستز می‌شود.

برای فتوستز بیشتر به دلیل افزایش مدت باز بودن روزنها باشد و به عبارت دیگر، در این شرایط گیاه دیرتر چار تنفس خشکی می‌شود. تنفس آبی در برهمکنش با روش کاشت نشان داد که میزان فتوستز تحت شرایط تنفس شدید با کاشت روی پشت به طور معناداری از روش‌های دیگر کاشت بهتر بوده است (جدول ۶) و ضریب همبستگی

جدول ۷. ضریب همبستگی بین ویژگی‌های مورد مطالعه در ارقام نخود

ویژگی	شاخص سطح برگ	هدایت روزنها	فوستز	کلروفیل کل	کلروفیل a	کلروفیل b	برولین
شاخص سطح برگ	۱ ۰/۸۵**	۰/۸۶**	۰/۸۷**	۰/۸۳**	۰/۸۱**	۰/۸۱**	۱
هدایت روزنها	۰/۸۴**	۰/۶۶**	۰/۶۵**	۰/۸۲**	۰/۸۲**	۰/۸۱**	۰/۸۷**
فتوستز	۰/۸۲**	۰/۸۲**	۰/۸۰**	۰/۸۰**	۰/۸۰**	۰/۷۷**	۱
کلروفیل a	۰/۸۲**	۰/۶۶**	۰/۸۰**	۰/۸۰**	۰/۸۱**	۰/۸۱**	۰/۸۹**
کلروفیل b	۰/۸۲**	۰/۸۲**	۰/۸۰**	۰/۸۰**	۰/۸۰**	۰/۸۱**	۰/۸۱**
کلروفیل کل	۰/۸۲**	۰/۸۲**	۰/۸۰**	۰/۸۰**	۰/۸۱**	۰/۸۷**	۰/۸۹**
پرولین	۰/۸۷**	۰/۸۰**	۰/۷۶**	۰/۹۶**	۰/۹۴**	۰/۹۴**	۱

روی پشتی (۰/۱۴ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ) به دست آمد و روش کاشت کرتی (۰/۰۵ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ) به طور معناداری مقدار کلروفیل b کمتری نسبت به دو روش کاشت دیگر داشت (جدول ۳). به طور کلی، تأثیر منفی کاهش رطوبت بر محتوای کلروفیل a بیشتر از کلروفیل b بود، به گونه‌ای که با کاهش رطوبت از I₁ به I₂ و I₃ محتوای کلروفیل a گیاهان به طور متوسط به ترتیب حدود ۱۷/۶۵ و ۴۷/۰۶ درصد کاهش نشان داد، این در حالی است که در محدوده یادشده، کاهش کلروفیل b به ترتیب در حدود ۲/۹ و ۳۰/۴۴ درصد بود (جدول ۳). کاهش مقدار کلروفیل آفتاگردان در اثر تنفس کمبود آب [۲۷] و در مورد ذرت و گندم [۲۸] نیز گزارش شده است. تخریب کلروپلاست‌ها و تجزیه کلروفیل در اثر فعالیت آنزیم‌های کلروفیلаз و پراکسیداز از جمله عوامل مؤثر بر

۴.۳. محتوای کلروفیل

تأثیر سطوح مختلف تنفس آبی و رقم و روش‌های مختلف کاشت بر محتوای کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل a+b برگ معنادار بود. کاهش آب قابل استفاده با کاهش محتوای کلروفیل برگ گیاهان همراه بود. بیشترین و کمترین مقدار کلروفیل a به ترتیب مربوط به تیمار I₁ (۰/۱۷ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ) و I₃ (۰/۰۹ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ) بود (جدول‌های ۲ و ۳).

رقم آزاد^۷ (۰/۱۴ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ) به طور معناداری نسبت به رقم آرمان^۷ (۰/۱۳ میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ) از مقدار کلروفیل a بیشتری برخوردار بود (جدول ۳).

روش کاشت نیز بر مقدار کلروفیل a و b و کلروفیل کل تأثیر گذاشت و بیشترین کلروفیل a در روش کاشت

بهزایی کشاورزی

اثر تنفس خشکی و روش کاشت بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی دو رقم نخود (*Cicer arietinum L.*)

واکنش به تنفس‌های محیطی را گزارش کرده‌اند [۴، ۱۴، ۱۹]. محتوای پرولین نخود تحت تنفس خشکی افزایش یافت [۵]. سرعت فتوستتر با مقدار پرولین، رابطه عکس دارد که با توجه به ضرایب همبستگی این رابطه منفی و معنادار ($r = -0.82^{**}$) بوده است (جدول ۷).

۴. نتیجه‌گیری

نتایج برهمکنش تنفس آبی و رقم نشان داد که در هر سطحی از تنفس آبی، رقم "آزاد" دارای شاخص سطح برگ بیشتری بود. اعمال تنفس آبی در هر مرحله‌ای از رشد سبب کاهش هدایت روزنه‌ای در هر دو رقم شد، ولی درصد کاهش در رقم "آرمان" بیشتر بود. با اعمال تنفس شدید آب، سرعت فتوستتر نخود کاهش یافت که این کاهش در رقم "آرمان" ۲۷ و در رقم "آزاد" ۲۴/۷ درصد بود. کاهش آب قابل استفاده با کاهش محتوای کلروفیل برگ گیاهان همراه بود. به طور کلی، تأثیر منفی کاهش رطوبت بر محتوای کلروفیل a بیشتر از کلروفیل b بود، به‌گونه‌ای که با کاهش رطوبت از I_1 به I_2 و I_3 محتوای کلروفیل a گیاهان به‌طور متوسط بهترتیب در حدود ۱۷/۶۵ و ۴۷/۰۶ درصد کاهش نشان داد، در الی که در محدوده یادشده، کاهش کلروفیل b به ترتیب در حدود ۲/۹ و ۳۰/۴۴ درصد بود. در هر دو رقم، اعمال تنفس آبی سبب افزایش مقدار پرولین شد، در صورتی که تنفس آبی در مرحله دو هفت‌هه پس از سبز شدن اعمال شود، مقدار پرولین در رقم "آرمان" ۸۶/۹۳ و در رقم "آزاد" ۸۷/۲۲ درصد در مقایسه با تیمار آبیاری کامل افزایش می‌یابد (جدول ۴). اعمال تنفس خشکی در مرحله بعد از گردهافشانی سبب افزایش معناداری مقدار پرولین شد [۱۸]. افزایش تجمع پرولین در برگ نخود، سازوکاری برای تعديل اسمزی تحت شرایط تنفس آبی معرفی شده است [۳۰]. در مطالعه‌ای روی ۴۹ ژنوتیپ نخودفرنگی گزارش شد که غلط قندهای محلول در گیاهان در معرض تنفس در مقایسه با گیاهان شاهد بسته به ژنوتیپ بین یک‌و نیم تا هفت برابر افزایش می‌یابد [۳۳]. تجمع پرولین، پاسخ فیزیولوژیکی بسیار رایجی در بسیاری از گیاهان به دامنه وسیعی از تنفس‌های زیستی و غیرزیستی است [۱۵]. محققان زیادی، افزایش غلط پرولین در

کاهش غلظت این رنگیزه در شرایط تنفس کمبود آب محسوب می‌شود. بررسی تأثیر تنفس خشکی بر رشد و تغییرات بیوشیمیایی پنج رقم آفتتابگردان نشان داد که مقدار کلروفیل در واحد سطح برگ گیاهان در معرض تنفس، افزایش و غلظت کلروفیل a، کلروفیل b و کل محتوای کلروفیل این گیاهان در مقایسه با گیاهان شاهد کاهش یافت [۲۷].

مقدار کلروفیل نیز بر فتوستتر تأثیر گذاشت و ضرایب همبستگی نیز تأییدکننده این مطلب است، به‌طوری که رابطه این ضرایب با کلروفیل a ($r = 0.82^{**}$)، کلروفیل b ($r = 0.82^{**}$) و کلروفیل کل ($r = 0.86^{**}$) مثبت و معنادار بود (جدول ۷). به‌نظر می‌رسد با افزایش مقدار کلروفیل برگ، توان فتوستتری برگ افزایش می‌یابد.

۵. پرولین

نتایج برهمکنش تنفس آبی و رقم نشان داد که در هر دو رقم اعمال تنفس آبی سبب افزایش مقدار پرولین شد. درصورتی که تنفس آبی در مرحله دو هفت‌هه پس از سبز شدن اعمال شود، مقدار پرولین در رقم "آرمان" ۸۶/۹۳ و در رقم "آزاد" ۸۷/۲۲ درصد در مقایسه با تیمار آبیاری کامل افزایش می‌یابد (جدول ۴). اعمال تنفس خشکی در مرحله بعد از گردهافشانی سبب افزایش معناداری مقدار پرولین شد [۱۸]. افزایش تجمع پرولین در برگ نخود، سازوکاری برای تعديل اسمزی تحت شرایط تنفس آبی معرفی شده است [۳۰]. در مطالعه‌ای روی ۴۹ ژنوتیپ نخودفرنگی گزارش شد که غلط قندهای محلول در گیاهان در معرض تنفس در مقایسه با گیاهان شاهد بسته به ژنوتیپ بین یک‌و نیم تا هفت برابر افزایش می‌یابد [۳۳]. تجمع پرولین، پاسخ فیزیولوژیکی بسیار رایجی در بسیاری از گیاهان به دامنه وسیعی از تنفس‌های زیستی و غیرزیستی است [۱۵]. محققان زیادی، افزایش غلط پرولین در

11. Cabuslay GS, Ito O and Alejar A (2002) Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa L.*) to water deficit. *Plant Science*. 163: 815-827.
12. Chaves MM (1991) Effect of water deficit on carbon assimilation. *Experiment Botany*. 42: 1-16.
13. Clavel D, Drame NK, Roy-Macauley H, Braconnier S and Laffray D (2005) Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four Sahelian ground nut (*Arachis hypogaea L.*) cultivars. *Environmental and Experimental Botany*. 54: 219-230.
14. De-Lacerda CF, Cambraia J, Oliva MA, Ruiz HA and Prisco JT (2003) Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*. 49: 107-120.
15. Geravandi M, Farshadfar E and Kahrizi D (2011) Evaluation of some physiological traits as indicators of drought tolerance in bread wheat genotypes. *Russian Journal of Plant Physiology*. 58(1): 69-75.
16. Gordner F, Pearce R and Mitchell RL (1985) *Physiology of Crop Plants*. Iowa State University Press, Ames USA.
17. Griffith DR, Parsons SD and Manning JV (1990) Mechanics and adaptability of ridge-planting for corn and soybean. *Soil Tillage Research*. 18: 113-126.
18. Gunes A, Nal IA, Adak MS, Bagci E, Cicek GN and Eraslan F (2008) Effect of drought stress implemented at pre-or post-anthesis stage on some physiological parameters as screening criteria in chickpea cultivars. *Russian Journal of Plant Physiology*. 55(1): 59-67.
19. Hsu SY, Hsu YT and Kao CH (2003) The effect of polyethylene glycol on proline accumulation in rice leaves. *Journal of Plant Biology*. 46: 73-78.
20. Jongdee, B, Fukai S and Cooper M (2002) Leaf water potential and osmotic adjustment as physiological traits to improve drought tolerance in rice. *Field Crop Research*. 76: 153-163.

منابع

1. باقری ع، نظامی ا، گنجعلی ا و پارسا م (۱۳۷۶) زراعت و اصلاح نخود. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ۴۴۴ ص.
2. شیری س س، قاسمی گلستانی ک، گلچین ا و صبا ج (۱۳۸۶) تأثیر محدودیت آب بر رشد و عملکرد دانه سه رقم نخود در زنجان. *علوم کشاورزی و منابع طبیعی*. ۱۴(۲): ۳۲-۴۲.
3. گلستانی م و رضوانی مقدم پ (۱۳۸۳) اثر سطوح خشکی و تاریخ کاشت بر عملکرد و اجزای عملکرد ارقام دیم و آبی نخود در مشهد. *پژوهش‌های زراعی ایران*. ۲(۲): ۲۲۹-۲۳۹.
4. منصوری فر س، شعبان م، قبادی م و صباح‌پور س ح (۱۳۹۱). خصوصیات فیزیولوژیکی ارقام نخود زراعی (*Cicer arietinum L.*) تحت اثر تنفس خشکی و کود نیتروژن آغازگر. *پژوهش‌های حبوبات ایران*. ۳(۱): ۵۳-۶۶.
5. Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S and Karanove E (2001) The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant Cell Environment*. 24: 1337-1344.
6. Antolin MC, Yoller J and Sanchez-Diaz M (1995) Effects of temporary drought on nitrate-fed and nitrogen fixing alfalfa plants. *Plant Science*. 107: 159-165.
7. Arnon DI (1975) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in Beta vulgaris. *Plant Physiology*. 24: 1-15.
8. Bates LS, Waldren RP and Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*. 39: 205-208.
9. Blum A (1974) Genotype response in sorghum to drought stress, II Leaf tissue water relations. *Crop Science*. 14: 691-692.
10. Bray EA (1993) Molecular responses to water deficit. *Plant Physiology*. 67: 1035-1040.

21. Kanouni H, Ahmadi MK, Sabaghpoor SH, Malhotra RS and Ketata H (2003) Evaluation of spring sown chickpea varieties for drought tolerance. International Chickpea Conference. Raipur, Chhattisgarh, India.
22. Kramer PJ (1969) Plant and soil water relationship. MC Grow Hill. New York.
23. Krouma A (2010) Plant water relations and photosynthetic activity in three Tunisian chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes subjected to drought. Turkish Journal of Agriculture and Forestry. 34: 257-264.
24. Lawlor DW and Cornic G (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plant. Plant Cell and Environment. 25(2): 275-249.
25. Leport L, Turner NC, French RJ, Barr MD, Duda R, Davies SL, Tennant D and Siddique KHM (1999) Physiological responses of chickpea genotypes to terminal drought in a Mediterranean-type environment. European Journal of Agronomy. 11: 279-291.
26. Liang J, Zhang J and Wong MH (1997) Can stomatal closure caused by xylem ABA explain the inhibition of leaf photosynthesis under soil drying? Photosynthesis Research. 51: 149-159.
27. Manivannan P, Abdul Jaleel C, Sankar B, Kishorekumar A, Somasundaram R, Lakshmanan GMA and Panneerselvam R (2007) Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces. 59: 141-149.
28. Nayyar H and Gupta D (2006) Differential sensitivity of C3 and C4 plants to water deficit stress: Association with oxidative stress and antioxidants. Environmental and Experimental Botany. 58: 106-113.
29. NiariKhamssi N, GhassemiGolezani K, ZehtabSalmasi S and Najaphy A (2010) Effect of water deficit stress on field performance of chickpea cultivars. African Journal of Agriculture Research. 5(15): 1973-1977.
30. Niari-Khamssi N, Ghassemi-Golezani K, Zehtab S and Najaphy A (2010) Effects of gradual water deficit stress on phonological and morphological traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.). Journal of Agricultural Science and Technology. 4(5): 95-100.
31. Pastori GM and Trippi VS (1993) Cross resistance between water and oxidative stress in wheat leaves. Journal of Agricultural Science. 120: 289-294.
32. Rosales-Serna R, Kohashi-Shibata J, Acosta-Gallegos JA, Trejo- Lopez C, Ortiz-Cereceres J and Kelly JD (2004) Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. Field Crops Research. 85: 203-211.
33. Sanchez FJ, Manzanares MDe, Andres EF, Tenorio JL and Ayerbe L (1998) Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. Field Crops Research. 59: 225-235.
34. Serraj R and Sinclair TR (2002) Osmolyte accumulation: Can it really help increase crop yield under drought conditions? Plant Cell Environment. 25: 333-341.
35. Sing KB (1977) Chikpea (*Cicer arietinum* L.). Field Crop Research. 16: 231-241.
36. Singh DP, Singh P, Sharma HC and Turner NC (1987) Influence of water deficit on the water relations, canopy gas exchange and yield of chickpea (*Cicer arietinum* L.). Field Crop Research. 16: 231-241.
37. Synerri CL, Pizino MC and Navari-Izzo F (1993) Chemical changes and O₂ production in thylakoid membranes under water stress. Plant Physiology. 87: 211-216.
38. Yordanov I, Velikova V and Tsone V (2000) Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. Photosynthetica. 38(1): 171-186.