



تأثیر محدودیت آب بر وضعیت آبی، پایداری غشاء سلول و عملکرد ارزن دم‌روباهی

*مسعود خزاعی^۱، محمد گلوی^۲، مهدی دهمرده^۳، سید محسن موسوی نیک^۳، غلامرضا زمانی^۴ و

نفیسه مهدی‌نژاد^۵

^۱ دانشجوی دکتری زاعت، دانشگاه زابل و کارشناس ارشد آموزشی دانشگاه بیرجند، ^۲ به ترتیب استاد، دانشیار و استادیار، گروه زراعت و

اصلاح نباتات، دانشگاه زابل، ^۳ دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه بیرجند

تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۵/۲۳؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۹/۹

چکیده

سابقه و هدف: کمبود آب از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید در گیاهان است که از طریق تأثیر بر وضعیت فیزیولوژیکی گیاه، رشد و عملکرد را تحت تأثیر قرار می‌دهد. ارزن یک گیاه مهم به‌منظور بررسی مکانیزم‌های مقاومت به محدودیت آب در گیاهان نسبتاً مقاوم به خشکی است. مکانیزم تغلیظ دی‌اکسید کربن در این گیاه، فتوستتوز و عملکرد بالاتری را در شرایط خشک تضمین می‌کند. اولین پاسخ گیاه به محدودیت آب بسته شدن روزنه است و تأثیر خشکی بر فتوستتوز را می‌توان بر اساس هدایت روزنه‌ای ارزیابی نمود. در شرایط محدودیت آب محتوی نسبی آب برگ نیز به‌عنوان شاخصی از وضعیت رطوبتی گیاه است و ارقام مقاوم ظرفیت بالای محتوی نسبی آب را نشان دادند. سطوح پایین نشت الکترولیت‌ها در ارقام مقاوم نشان‌دهنده حفظ تمامیت غشاء این ارقام است. پراکسیداسیون چربی‌های غشاء به‌همراه نشت الکترولیت شاخصی از مقاومت به خشکی محسوب می‌شود. هدف از این تحقیق بررسی تأثیر محدودیت آب بر ویژگی‌های مربوط به روابط آبی برگ پرچم و نفوذپذیری غشاء سلول و تأثیر آن بر عملکرد ارزن است.

مواد و روش‌ها: به‌منظور بررسی تأثیر محدودیت آب بر وضعیت آبی، تمامیت غشاء سلول و عملکرد ارزن آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه بیرجند به اجرا در آمد. عوامل آزمایشی شامل ژنوتیپ‌های ارزن در سه سطح (باستان، KFM5 و KFM20) و محدودیت آب در سه سطح (شاهد، محدودیت آب متوسط و شدید به‌ترتیب با تأمین ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰ درصد نیاز آبی گیاه) بود. محتوی نسبی آب، هدایت روزنه‌ای و نشت الکترولیت‌ها در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از اعمال محدودیت آب و عملکرد و اجزای آن در رسیدگی کامل اندازه‌گیری شد.

یافته‌ها: نتایج تحقیق نشان داد در ژنوتیپ‌های ارزن افزایش شدت و دوام محدودیت آب باعث کاهش محتوی نسبی آب برگ و در نتیجه کاهش هدایت روزنه‌ای شد. افزایش شدت و دوام محدودیت آب از طریق پراکسیداسیون چربی غشاء باعث افزایش نفوذپذیری غشاء و کاهش شاخص پایداری غشاء در ژنوتیپ‌های ارزن شد. در ژنوتیپ‌ها افزایش محدودیت آب باعث کاهش معنی‌دار تعداد دانه در پانیکول، وزن هزار دانه و عملکرد دانه شد. در ژنوتیپ‌ها بالاترین

و پایین‌ترین عملکرد دانه به ترتیب در تیمار شاهد و محدودیت شدید آب مشاهده شد. در ۳۰ روز بعد از اعمال محدودیت آب ارقام از نظر هدایت روزنه‌ای و محتوی نسبی آب برگ وضعیت مشابهی دارا بودند. ۴۵ روز بعد از محدودیت آب ژنوتیپ باستان بالاترین هدایت روزنه‌ای را نشان داد و تحت تأثیر محدودیت آب متوسط و شدید (به ترتیب ۵۰ و ۳۳ درصد در مقایسه با شاهد) کمترین کاهش محتوی نسبی آب برگ را نشان داد. با وجود بالا بودن هدایت روزنه‌ای، محتوی نسبی آب برگ آن در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از محدودیت آب (به ترتیب ۰/۴۳ و ۰/۴۱) اختلاف معنی‌داری با دو لاین دیگر نداشت. سطح پایین میزان مالون دی آلدئید و افزایش کم آن تحت تأثیر محدودیت آب نشان دهنده تأثیر کمتر محدودیت آب بر پراکسیداسیون چربی غشاء در ژنوتیپ باستان بود و در نتیجه این ژنوتیپ از توانایی بالاتری به منظور حفظ تمامیت غشاء سلول برخوردار بود. در تیمار شاهد و سطوح مختلف محدودیت آب عملکرد ژنوتیپ باستان بالاتر از دو لاین دیگر بود، ولی میزان کاهش عملکرد تحت تأثیر تیمار محدودیت آب در ژنوتیپ KFM20 (به میزان ۵۷ درصد نسبت به شاهد) از بقیه ارقام کمتر بود.

نتیجه‌گیری: ژنوتیپ باستان از نظر وضعیت رطوبتی و عملکرد از برتری نسبی نسبت به دو لاین دیگر برخوردار بود و بنابراین انتظار می‌رود رشد بهتری در شرایط محدودیت آب داشته باشد. محتوی نسبی آب و هدایت روزنه‌ای به‌عنوان مکانیزم‌های سازگاری و مقاومت به محدودیت آب در گیاهان محسوب می‌شوند و محتوی مالون دی آلدئید نیز شاخصی از میزان خسارت وارده به غشاء سلول است که می‌توان همراه با عملکرد به‌منظور شناسایی ارقام حساس و مقاوم به محدودیت آب آن‌ها را مورد استفاده قرار داد.

واژه‌های کلیدی: اجزای عملکرد، مالون دی آلدئید، محتوی نسبی آب، نشت الکتروولت

مقدمه

توسعه مناطق خشک و رشد روزافزون جمعیت فشار مستقیمی را بر منابع آب وارد می‌کند (۶). کمبود آب و تقارن آن با درجه حرارت‌های بالا باروری محصولات را محدود کرده است و از آنجا که بخش کشاورزی عمده‌ترین مصرف‌کننده آب است شناخت آثار محدودیت آب و انتخاب ارقام مقاوم به خشکی ضروری است (۹). محدودیت آب از طریق تأثیر بر عواملی که باعث بر هم زدن تعادل گیاه می‌شود وضعیت فیزیولوژیکی گیاه را تغییر داده و در نتیجه اثرات شدیدی بر رشد و عملکرد گیاهان زراعی می‌گذارد (۹). ارزیابی مناسبی برای بررسی فرآیندهای مقاومت به محدودیت آب در گیاهان نسبتاً مقاوم به خشکی است (۲۲). مزیت اصلی این گیاه در

نواحی خشک مسیر فتوسنتزی آن است که شامل چند سازگاری ساختاری و بیوشیمیایی است. مکانیزم تغلیظ دی‌اکسید کربن در این گیاهان، میزان آسیمیلاسیون و تولید ماده خشک بالاتری را در شرایط خشک تضمین می‌کند (۲۱). البته تداوم محدودیت آب از طریق تأثیر بر عوامل دیگر فتوسنتزی مسیر چهار کربنه‌ها را نیز محدود می‌کند. تحت شرایط محدودیت آب ملایم آب، اولین پاسخ گیاه به محدودیت آب افزایش میزان بسته شدن روزنه است و کاهش هدایت روزنه‌ای در این شرایط عامل اصلی کاهش میزان فتوسنتز، به‌واسطه کاهش نفوذ دی‌اکسید کربن از اتمسفر به محل کربوکسیلاسیون است (۱۲ و ۴). سازگاری‌های آناتومیکی گیاهان به‌منظور کاهش تلفات آب در حین دوره خشکی از

اندازه و عمق ریشه و توانایی جذب آب توسط ریشه را نیز فراهم می‌کنند (۱۶).

در شرایط محدودیت آب محتوی نسبی آب برگ (RWC) به‌عنوان یک شاخص از وضعیت رطوبتی گیاه است (۲۲) و به‌منظور ارزیابی اختلاف ژنتیکی در مقاومت به خشکی مورد استفاده قرار می‌گیرد (۳). محتوی نسبی آب برگ بالاتر به معنی توانایی برگ در حفظ مقادیر بیشتری آب در شرایط محدودیت آب است و ژنوتیپی که بدون بستن روزنه توانایی حفظ آب بیشتری داشته باشد در شرایط خشک مناسب است و این از طریق قابلیت تنظیم اسمزی و یا توانایی ریشه در جذب آب حاصل می‌شود (۱۷). زمانی که محتوی نسبی آب به حدود ۷۰ درصد برسد بازدارندگی روزنه‌ای اتفاق می‌افتد ولی وقتی به کمتر از ۷۰ درصد کاهش یابد بازدارندگی غیر روزنه‌ای نیز رخ می‌دهد و در کمتر از ۳۰ درصد به غشاء کلروپلاست خسارت وارد می‌شود (۱۷). در محدودیت آب محتوی نسبی آب برگ کاهش می‌یابد. در ارزن با افزایش فواصل آبیاری نسبت برگ به ساقه افزایش می‌یابد و بین نسبت برگ به ساقه و محتوی نسبی آب همبستگی منفی وجود دارد و با افزایش این نسبت، محتوی نسبی آب کاهش نشان می‌دهد (۱۵). همبستگی منفی و معنی‌داری بین محتوی نسبی آب، عملکرد علوفه تازه و خشک و آب مصرفی در نخود نیز وجود داشت (۱۵). کشاورز و همکاران (۲۰۱۲) نیز کاهش معنی‌داری در محتوی نسبی آب را در شرایط محدودیت آب گزارش کردند و بیان کردند محتوی نسبی آب بالا یک مکانیزم ترجیحی برای مقابله با خشکی است (۱۸). تحت شرایط محدودیت آب محتوای نسبی آب برگ در چهار رقم ارزن به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (۲۲). ارقام مقاوم ظرفیت نسبتاً بالای محتوی نسبی آب را نشان دادند در حالی که ارقام حساس در طول محدودیت آب حداکثر

طریق تنظیمات روزنه‌ای انجام می‌شود. در زمان بروز محدودیت آب ساخت اسیدآبسیک در ریشه و انتقال آن به سلول‌های محافظ روزنه باعث اختلال در پمپ یون‌های پتاسیم شده و جلوی ورود آن به سلول محافظ روزنه را گرفته و به‌جای آن یون‌های هیدروژن وارد آن‌ها می‌شود. اختلاف پتانسیل به‌وجود آمده منجر به خروج آب از سلول‌های محافظ روزنه و بسته شدن روزنه می‌شود. بنابراین در این شرایط مقاومت روزنه‌ای افزایش و تعرق گیاه کاهش می‌یابد (۵). مقاومت روزنه‌ای بالا، کاهش میزان تعرق و افزایش کارایی مصرف آب را سبب می‌شود و به‌عنوان شاخصی از محدودیت آب محسوب می‌شود (۱۳). تأثیر خشکی بر فتوسنتز را می‌توان بر اساس هدایت روزنه‌ای ارزیابی نمود زیرا محدودیت روزنه‌ای عامل اصلی خسارت خشکی به دستگاه فتوسنتزی در نظر گرفته می‌شود (۲۵). هدایت روزنه و تعرق ارزن حتی در گیاه تیمار نشده پایین است و کمبود ناچیز آب، میزان بسته شدن روزنه را در ارزن افزایش و تبادلات گازی را کاهش می‌دهد که می‌تواند باعث بهبود کارایی مصرف آب شود. (۳۴). در شرایط تنش، گیاهانی که به‌واسطه تعرق بیشتر دمای کانوپی کمتری دارند به‌واسطه فتوسنتز بیشتر، رشد و عملکرد نسبی بالاتری دارند (۲۹). در شرایط آبیاری مناسب، گیاهانی که دمای کانوپی بالاتری دارند قادرند در شرایط محدودیت آب آبی عملکرد بالاتری تولید نمایند. در واقع دمای بالاتر کانوپی به‌واسطه تعرق کمتر است و در نتیجه آب بیشتری برای رشد و تولید در مرحله زایشی ذخیره خواهند کرد (۲۹). در شرایط محدودیت آب صفات فیزیولوژیکی نظیر هدایت روزنه‌ای و دمای برگ شاخص‌هایی برای بیان میزان آب جذب‌شده از خاک و تلفات رطوبتی گیاه از طریق تبخیر و تعرق محسوب شده و برآورد غیرمستقیمی از

تمامیت غشاء در ارقام مقاوم بود. هدف از این تحقیق بررسی تأثیر محدودیت آب بر شاخص‌های مقاومت به محدودیت آب و تأثیر آن بر عملکرد در چند رقم ارزن است.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی تأثیر محدودیت آب بر وضعیت آبی و تمامیت غشاء سلول و تأثیر آن بر عملکرد در یک رقم و دو لاین امیدبخش ارزن دم‌روباهی آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه بیرجند به اجرا در آمد. با توجه به جهت گلخانه و عدم یکنواختی نور در بخش‌های مختلف گلخانه بلوک‌بندی بر اساس میزان نور در گلخانه انجام شد. عوامل آزمایشی شامل ژنوتیپ‌های ارزن در سه سطح (شامل باستان به عنوان ژنوتیپ مورد کشت در منطقه و ژنوتیپ‌های KFM5 و KFM20) و محدودیت آب در دو سطح (تأمین ۷۵ درصد نیاز آبی (محدودیت آب متوسط) و تأمین ۵۰ درصد نیاز آبی (محدودیت آب شدید) و شاهد (تأمین ۱۰۰ درصد نیاز آبی گیاه) بود. قبل از اجرای آزمایش یک نمونه از خاک مورد استفاده جهت تعیین میزان عناصر اصلی و رطوبت در حالت ظرفیت زراعی به آزمایشگاه منتقل گردید. برخی مشخصات فیزیکی و شیمیایی خاک در جدول ۱ آمده است.

کاهش محتوی نسبی آب را نشان دادند. در ذرت نوسانات ژنتیکی در محتوی نسبی آب برگ هنگام مواجهه با محدودیت آب گزارش شد (۲۷).

یکی دیگر از پیامدهای کمبود آب و بسته شدن روزنه بروز محدودیت آب اکسیداتیو است (۱۰) و (۳۵). تجمع گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) نظیر سوپر اکسید، اکسیژن منفرد، هیدروژن پراکسید و رادیکال هیدروکسیل باعث ازهم‌گسیختگی انواع بیومولکول‌ها می‌شود که پراکسیداسیون چربی غشاء شدیدترین فرایند مرتبط با خسارت اکسیداتیو خشکی است (۳۵). پراکسیداسیون چربی‌های غشاء به همراه نشت الکترولیت یک شاخص از مقاومت به محدودیت آب محسوب می‌شود (۳). در گیاهان تمامیت غشاء سلول و نشت الکترولیت نیز به طور گسترده‌ای به عنوان یک معیار به منظور تشخیص مقاومت به محدودیت آب و شناسایی ارقام حساس مورد استفاده قرار می‌گیرد (۲۲). نشت الکترولیت شاخصی از خسارت به غشاء به واسطه محدودیت آب اکسیداتیو است (۳). در بعضی حالات نیز ظرفیت اجتناب یا اصلاح خسارت غشاء به طور مستقیم با مقاومت به محدودیت آب همبستگی دارد (۳۳). در تحقیقی افزایش معنی‌داری در نفوذپذیری غشاء در چهار رقم ارزن دم‌روباهی مشاهده شد (۲۲). سطوح پایین نشت در ارقام مقاوم نشان‌دهنده حفظ بهتر

جدول ۱- برخی از خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد استفاده.

Table 1. Some physical and chemical properties of used soil.

پتاسیم قابل جذب (پی‌پی‌ام)	فسفر قابل جذب (پی‌پی‌ام)	درصد نیتروژن	بافت texture	رس درصد	سیلت درصد	شن درصد	EC	
							دسی‌زیمنس برمتر	pH
Absorbable K (ppm)	Absorbable P (ppm)	N %		clay %	silt %	sand%	Ds.m ⁻¹	
208	7.8	0.019	لوم-شنی	8.7	22	69.3	3.4	7.6

توسط دستمال کاغذی گرفته و توزین گردید (وزن آماس). در مرحله بعد به منظور اندازه‌گیری وزن خشک، نمونه‌ها در آون در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت قرار داده شد و پس از خشک شدن توزین گردید (وزن خشک). محتوای نسبی آب برگ از طریق فرمول وزرلی (معادله ۱) محاسبه گردید.

$$RWC = \frac{(WF - Wd)}{(Wt - Wd)} \quad \text{معادله ۱}$$

در معادلات فوق RWC محتوای نسبی آب برگ، WF وزن تازه برگ، Wt وزن برگ پس از آماس کامل و Wd وزن خشک برگ بر حسب گرم بود. به منظور اندازه‌گیری میزان نشت الکترولیت‌های برگ از هر بوته یک قطعه برگ در موقعیت یکسان روی بوته جدا و در نایلون قرار داده شد و به آزمایشگاه منتقل گردید. سپس قطعات برگ به مدت ۲۴ ساعت در داخل آب مقطر در دمای اتاق قرار داده شد. هدایت الکتریکی عصاره آبی نمونه‌ها (EC_1) توسط دستگاه اندازه‌گیری هدایت الکتریکی (مدل TWT620) اندازه‌گیری شد. سپس لوله‌های آزمایش در دمای ۱۲۱ درجه سانتی‌گراد و فشار یک اتمسفر به مدت ۱۵ دقیقه اتوکلاو گردید و بعد از خنک شدن لوله‌ها تا دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد، میزان هدایت الکتریکی نمونه‌ها (EC_2) اندازه‌گیری شد و میزان نشت الکترولیت بر حسب درصد از معادله ۲ به دست آمد (۳۲).

$$\frac{EC_1}{EC_2} \times 100 \quad \text{معادله ۲}$$

برای اندازه‌گیری میزان پراکسیداسیون چربی‌ها یک گرم بافت تر توزین و توسط ۲/۵ میلی‌لیتر محلول تری کلرواستیک اسید ۱۰ درصد به خوبی هموژنایز گردید. سپس محلول حاصله به مدت ۲۰ دقیقه در داخل سانتریفیوژ ۱۵۰۰۰g و دمای چهار درجه گذاشته شد. سپس حجم مساوی از عصاره و تیوباریبوتیک اسید ۰/۵ درصد در تری کلرو استیک اسید ۲۰ درصد

واحدهای آزمایشی شامل گلدان‌های پلاستیکی به قطر ۲۵ و ارتفاع ۲۰ سانتی‌متر بود. پس از اضافه نمودن خاک به گلدان‌ها تعداد ۲۰ عدد بذر در هر گلدان کشت گردید. میزان کود شیمیایی مورد استفاده بر اساس نتایج آزمایش خاک (شامل ۲۵۰ کیلوگرم در هکتار کود اوره ۱۵۰ کیلوگرم هم‌زمان با کاشت و باقی‌مانده در دو نوبت شروع ساقه‌دهی و ظهور پانیکول و ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار کود فسفات آمونیوم قبل از کاشت) به خاک گلدان‌ها اضافه شد. گلدان‌ها پس از کاشت به گلخانه تحقیقاتی با درجه حرارت ۱۸/۳۰ درجه سانتی‌گراد (روز/شب) و رطوبت نسبی ۵۰ درصد منتقل شد. آبیاری گلدان‌ها تا مرحله سه تا چهار برگی به صورت معمول و تا حد ظرفیت زراعی، از طریق توزین گلدان‌ها انجام شد. پس از استقرار گیاهچه و در مرحله چهار برگی بوته‌ها به تعداد ۱۰ بوته در هر گلدان تنک شد و سپس محدودیت آب در سطوح مورد نظر اعمال شد. آبیاری گلدان‌ها پس از تخلیه رطوبتی تا ۵۰ درصد آب قابل استفاده و از طریق توزین گلدان شاهد (۱۰۰ درصد تأمین نیاز آبی) تا حد ظرفیت زراعی و در تیمار محدودیت آب متوسط و شدید به ترتیب ۷۵ و ۵۰ درصد تیمار شاهد تا پایان دوره رشد انجام شد. اندازه‌گیری هدایت روزنه‌ای در دو نوبت ۳۰ و ۴۵ روز بعد از اعمال محدودیت آب بین ساعت ۱۰ صبح تا دو بعدازظهر و بر روی برگ پرچمی در سه بوته و با استفاده از دستگاه پرومتر مدل EGM از هر واحد آزمایشی انجام گرفت.

به منظور اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ (RWC)، از برگ پرچم هر گلدان استفاده شد (۲۸). برگ پرچم بلافاصله پس از برداشت سریعاً توزین شد (وزن تازه). سپس برگ‌ها به مدت ۲۴ ساعت در داخل آب مقطر در دمای اتاق نگهداری شدند تا آماس کامل پیدا نماید. سپس از آب خارج و آب سطحی آن

به داخل لوله آزمایش منتقل و به مدت ۳۰ دقیقه در حمام آب گرم در دمای ۹۶ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد. لوله‌ها به مدت پنج دقیقه داخل آب یخ قرار داده شد و به مدت پنج دقیقه داخل سانتریفوژ ۱۰۰۰۰g گذاشته شد. جذب توسط دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل T60U) در طول موج‌های ۵۳۲ و ۶۰۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. میزان مالون‌دی‌آلدئید با استفاده از معادله ۳ محاسبه شد.

معادله ۳)

$$MDA (\mu\text{mol/g Fw}) = [A532 - A600/155] \times 1000$$

برای تعیین عملکرد دانه و اجزای آن بوته‌های هر گلدان برداشت، و پس از خشک شدن کامل و جدا کردن دانه‌ها وزن هزار دانه، تعداد دانه در پانیکول و عملکرد دانه تعیین شدند. داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۱ مورد تجزیه واریانس قرار گرفت. مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون میانگین حداقل مربعات توکی در سطح احتمال پنج درصد انجام شد.

نتایج و بحث

محتوی نسبی آب برگ: جدول (۲) نتایج تجزیه واریانس محتوی نسبی آب برگ را در ژنوتیپ‌های ارزن تحت تیمار محدودیت آب در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از تیمار نشان می‌دهد. برهم‌کنش محدودیت آب و ژنوتیپ در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از اعمال تیمار محدودیت آب از نظر آماری معنی‌دار نشد ($P > 0.05$). در ۳۰ روز بعد از اعمال تیمار محدودیت آب در سه ژنوتیپ محدودیت آب شدید کاهش معنی‌داری در محتوی نسبی آب نسبت به شاهد نشان داد و بیشترین میزان کاهش محتوی نسبی آب تحت تأثیر محدودیت آب متوسط و شدید (به‌میزان ۲۰

درصد نسبت به شاهد) در ژنوتیپ KFM5 مشاهده شد. ۴۵ روز بعد از اعمال محدودیت آب کاهش معنی‌داری در محتوی نسبی آب برگ تحت تأثیر محدودیت آب مشاهده نشد (جدول ۳). در تمام سطوح محدودیت آب اختلاف معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها نیز مشاهده نشد. اثر اصلی محدودیت آب بر محتوی نسبی آب برگ از نظر آماری معنی‌دار ($P < 0.05$) بود (جدول ۲). بیشترین محتوی نسبی آب برگ در دو نوبت اندازه‌گیری مربوط به تیمار شاهد (۱۰۰ درصد نیاز رطوبتی) بود. در نوبت اول تیمار شاهد اختلاف معنی‌داری ($P < 0.05$) با دو سطح تیمار محدودیت آب داشت ولی در نوبت دوم با محدودیت آب متوسط (تأمین ۷۵ درصد نیاز آبی) اختلاف معنی‌داری نداشت. احتمالاً بسته شدن روزنه‌ها در زمان مواجهه با تنش، از طریق کاهش هدایت روزنه باعث حفظ پتانسیل آب برگ در شرایط محدودیت آب شده است. بین ژنوتیپ‌ها در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از اعمال محدودیت آب اختلاف معنی‌داری از نظر محتوی نسبی آب برگ مشاهده نشد (جدول ۲). روند تغییرات محتوی نسبی آب برگ تحت تأثیر محدودیت آب در سه ژنوتیپ نزولی بود ولی محدودیت آب تأثیر یکسانی بر ژنوتیپ‌ها نداشت. ژنوتیپ KFM5 در تمام سطوح محدودیت آب بالاترین محتوی نسبی آب برگ و بیشترین میزان کاهش را تحت تأثیر محدودیت آب نشان داد که می‌تواند به علت تفاوت ژنتیکی ارقام باشد.

محققان یکی از مهمترین عوامل بقاء در شرایط محدودیت آب را قدرت بالای گیاه در حفظ آب سلولی می‌دانند و بالاتر بودن محتوی نسبی آب برگ نشان‌دهنده حفظ مقادیر بیشتری آب در شرایط محدودیت آب است (۱۷).

جدول ۲- تجزیه واریانس (میانگین مربعات) محتوی نسبی آب برگ، هدایت روزنه، نشت الکترولیت، میزان پراکسیداسیون چربی، عملکرد و اجزای آن در ارقام ارزن و سطوح محدودیت آب در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از اعمال محدودیت آب در ارزن دم‌روباهی.

Table 2. Analysis of variance (mean of squares) for relative water content, stomatal conductance, electrolyte leakage, yield and its components and lipid peroxidation in millet varieties and water limitation levels in 30 and 45 day after stress in foxtail millet genotypes.

منابع تغییر S.O.V	DF	محتوی نسبی آب Relative water content		هدایت روزنه Stomatal conductance		نشت الکترولیت Electrolyte leakage		مالون‌دی آلدئید MDA	وزن هزار دانه 1000 seed weight	تعداد دانه در پانیکول Seed per panicle	عملکرد دانه Seed yield
		30	45	30	45	30	45				
DAP											
تکرار Replication	3	0.007	0.0034	5.3	121.5	0.38	1.07	0.05	0.074	7666.4	548.91
محدودیت آب water limitation (W)	2	0.019**	0.0100**	2250.3**	564.1**	12.23**	2.60**	104.48**	0.339*	4354634.1**	75968.51**
ژنوتیپ Genotype(G)	2	0.003 ^{ns}	0.0064 ^{ns}	158.3**	204.7**	0.14 ^{ns}	0.05 ^{ns}	499.75**	2.441**	71026.7**	25681.80**
تنش*ژنوتیپ W*G	4	0.002 ^{ns}	0.0016 ^{ns}	34.2 ^{ns}	59.9 ^{ns}	0.32 ^{ns}	0.31 ^{ns}	318.97**	0.123*	31121.3*	5475.03*
خطا Error	24	0.001	0.0019	14.9	17.8	0.17	0.65	14.05	0.098	9372.3	1449.20
ضریب تغییرات (درصد) CV%		7.11	10.2	10.0	25.0	5.60	10.40	14.66	13.00	24.48	24.52

*, ** و ^{ns} به ترتیب نشان‌دهنده معنی‌داری در سطح ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری؛ DAP: روز بعد از محدودیت آب.

*, ** and ^{ns} means significant at 0.05 and 0.01 probability level and non significant respectively; DAP: Day after water limitation.

جدول ۳- مقایسه میانگین محتوی نسبی آب برگ و هدایت روزنه‌ای برای سطوح مختلف اثرات اصلی ژنوتیپ، محدودیت آب و برهم‌کنش آن‌ها در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از اعمال محدودیت آب در ارزن دم‌روباهی.

Table 3. Means comparison of relative water content and stomatal conductance for different levels of the main of effects drought stress, genotype and their interaction in 30 and 45 day after water limitation in foxtail millet.

ژنوتیپ Genotype	محدودیت آب water limitation	محتوی نسبی آب برگ Relative water content		هدایت روزنه (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) Stomatal conductance $\text{mmole.m}^{-2}\text{s}^{-1}$	
		30	45	30	45
Bastan	DAP	0.43 ^a	0.417 ^a	33.3 ^b	19.6 ^a
Kfm5		0.45 ^a	0.457 ^a	39.1 ^a	12.0 ^b
Kfm20		0.42 ^a	0.416 ^a	40.0 ^a	18.5 ^a
HSD		0.032	0.044	3.93	4.29
	W ₁	0.48 ^a	0.462 ^a	52.5 ^a	24.1 ^a
	W ₂	0.43 ^b	0.421 ^{ab}	34.3 ^b	15.3 ^b
	W ₃	0.39 ^c	0.406 ^b	25.6 ^c	10.6 ^c
HSD		0.032	0.044	3.93	4.29
Bastan	W ₁	0.48 ^b	0.427 ^a	50.5 ^a	27.5 ^a
	W ₂	0.42 ^d	0.405 ^a	29.0 ^{b-d}	13.5 ^b
	W ₃	0.39 ^e	0.375	20.5 ^d	18.0 ^b
Kfm5	W ₁	0.52 ^a	0.484	51.0 ^a	18.0 ^b
	W ₂	0.42 ^d	0.439	36.0 ^b	15.0 ^b
	W ₃	0.42 ^d	0.446	30.5 ^{bc}	3.0 ^c
Kfm20	W ₁	0.44 ^{cd}	0.430	56.0 ^a	27.0 ^a
	W ₂	0.45 ^c	0.419	38.0 ^b	17.5 ^{ab}
	W ₃	0.37 ^e	0.398	26.0 ^{cd}	11.0 ^{bc}
HSD		0.07	0.104	9.28	10.14

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون توکی در سطح معنی‌داری ۵ درصد دارای تفاوت معنی‌دار نمی‌باشند. (W₁, W₂ و W₃ به ترتیب تأمین ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰ درصد آب موردنیاز)

Means followed by the same letters in each column are not significant different at the 0.05 level according to tukey test. (W¹, W² and W³ are 100, 75 and 50 percent plant water requirement respectively)

ژنوتیپی که بدون بستن روزنه توانایی حفظ آب بیشتری داشته باشد در مواجهه با محدودیت آب کاهش کمتری در عملکرد نشان داده و برای شرایط خشک مناسبتر است. در این پژوهش ژنوتیپ باستان با وجود هدایت روزنه‌ای بالا، محتوی نسبی آب برگ آن تفاوت معنی‌داری با دو ژنوتیپ دیگر نداشت و بنابراین از توانایی بالاتری به‌منظور سازگاری با شرایط محدودیت آب برخوردار است. در شرایط محدودیت آب حفظ آب سلولی از طریق قابلیت تنظیم اسمزی و یا توانایی ریشه در جذب آب حاصل می‌شود (۳ و ۱۷). کشاورز و همکاران (۲۰۱۲ و ۲۰۱۳)، لاتا و همکاران (۲۰۱۱) نیز محتوی نسبی آب بالا را یک مکانیزم ترجیحی برای مقابله با خشکی معرفی کردند (۱۸، ۱۹ و ۲۲). همچنین لاتا و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که ارقام مقاوم ظرفیت بالاتری به‌منظور حفظ محتوی نسبی آب دارند و ارقام حساس حداکثر کاهش محتوی نسبی آب را نشان دادند (۲۲). حیدری زوله و همکاران (۲۰۰۶) و (۲۰۱۱) نیز گزارش کردند افزایش فواصل آبیاری اثرات متفاوتی بر محتوی نسبی آب برگ در مراحل مختلف رشد دارد. آنان همبستگی منفی و معنی‌داری بین محتوی نسبی آب و عملکرد علوفه تازه و خشک را نیز گزارش کردند (۱۴ و ۱۵). در این پژوهش همبستگی مثبت و معنی‌داری ($r=0.71$) بین عملکرد دانه و محتوی نسبی آب برگ ۳۰ روز بعد از محدودیت آب مشاهده شد.

هدایت روزنه‌ای: برهم‌کنش محدودیت آب و ژنوتیپ در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از محدودیت آب از نظر آماری معنی‌دار ($P>0.05$) نشد (جدول ۲). در سه ژنوتیپ افزایش محدودیت آب منجر به کاهش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای شد. در ۳۰ روز بعد از محدودیت آب بیشترین کاهش هدایت روزنه‌ای تحت تأثیر تیمار محدودیت آب متوسط و شدید (به‌ترتیب ۴۳ و ۶۰ درصد نسبت به شاهد) در ژنوتیپ باستان و کمترین کاهش (به‌ترتیب ۳۰ و ۴۱ درصد نسبت به

شاهد) در ژنوتیپ KFM5 مشاهده شد. دوام محدودیت آب تا ۴۵ روز بیشترین تأثیر را بر ژنوتیپ KFM5 و کمترین تأثیر را بر ژنوتیپ باستان داشت (جدول ۳). اثر اصلی محدودیت آب بر هدایت روزنه‌ای برگ از نظر آماری معنی‌دار ($p<0.01$) شد (جدول ۲). بیشترین هدایت روزنه‌ای در دو نوبت مربوط به تیمار شاهد (تأمین ۱۰۰ درصد نیاز رطوبتی) بود و با سطوح دیگر محدودیت آب اختلاف معنی‌داری نشان داد (جدول ۳). در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از محدودیت آب ارقام از نظر هدایت روزنه اختلاف معنی‌داری ($P>0.05$) نشان دادند (جدول ۲). بیشترین هدایت روزنه‌ای ۳۰ روز بعد از محدودیت آب مربوط به ژنوتیپ KFM20 بود ولی اختلاف معنی‌داری با ژنوتیپ KFM5 نداشت. ۴۵ روز بعد از محدودیت آب بیشترین هدایت روزنه‌ای مربوط به ژنوتیپ باستان بود و اختلاف معنی‌داری با ژنوتیپ KFM20 نداشت. در سه ژنوتیپ با افزایش شدت و دوام محدودیت آب هدایت روزنه‌ای کاهش یافت. تحت تأثیر محدودیت آب، به‌منظور کاهش تلفات آب میزان بسته بودن روزنه افزایش و در نتیجه هدایت روزنه‌ای کاهش می‌یابد. بسته شدن روزنه‌ها از طریق افزایش مقاومت روزنه‌ای باعث کاهش میزان فتوسنتز و عملکرد به‌واسطه کاهش نفوذ دی‌اکسید کربن به محل کربوکسیلاسیون است (۴ و ۱۲). در برخی مطالعات تأثیر محدودیت آب بر دستگاه فتوسنتزی از طریق مطالعه هدایت روزنه‌ای صورت می‌گیرد (۵). کاهش پتانسیل آماس برگ در زمان مواجهه با محدودیت آب نیز بر بسته‌شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق مؤثر است. در تحقیق حاضر ۳۰ روز بعد از محدودیت آب ارتباط مثبت و معنی‌داری ($r=0.79$) بین محتوی نسبی آب برگ و هدایت روزنه مشاهده شد. برخی معتقدند که بسته شدن روزنه در شرایط محدودیت آب فرآیندی به‌منظور حفظ آب نیست و با تورژسانس سلول روزنه مرتبط است. افزایش دوام محدودیت آب و نزدیک شدن به زمان بلوغ نیز

پراکسیداسیون چربی: برهم‌کنش بین تیمارها از نظر آماری معنی‌دار ($p < 0.01$) بود (جدول ۲). با وجودی که در سه ژنوتیپ با افزایش محدودیت آب میزان مالون‌دی‌آلدئید افزایش نشان داد. محدودیت آب متوسط (تأمین ۷۵ درصد تأمین نیاز آبی) فقط در ژنوتیپ KFM20 تأثیر معنی‌داری بر میزان مالون‌دی‌آلدئید داشت. محدودیت آب شدید (تأمین ۵۰ درصد تأمین نیاز آبی) در ژنوتیپ باستان تأثیر معنی‌داری بر میزان مالون‌دی‌آلدئید نداشت، ولی باعث افزایش معنی‌دار آن در دو ژنوتیپ دیگر شد. بیشترین میزان افزایش مالون‌دی‌آلدئید در محدودیت آب شدید در ژنوتیپ KFM20 (به‌میزان ۱۰۰ درصد افزایش نسبت به شاهد) مشاهده شد. در تمام سطوح محدودیت آب میزان مالون‌دی‌آلدئید در ژنوتیپ باستان به‌طور معنی‌داری کمتر از دو ژنوتیپ دیگر بود ولی ژنوتیپ KFM5 و KFM20 از نظر آماری اختلاف معنی‌داری نداشتند (جدول ۴).

می‌تواند باعث کاهش هدایت روزنه شود (۴). محدودیت آب از طریق تخریب کلروفیل برگ باعث تسریع بلوغ و پیری برگ می‌شود و تسریع در بلوغ از طریق کاهش سطح فعال فتوسنتزی باعث کاهش تعرق می‌شود. در تحقیقات دیگر نیز کاهش هدایت روزنه در شرایط محدودیت آب گزارش شد (۲۲، ۲). تأثیر متفاوت محدودیت آب بر هدایت روزنه‌ای ارقام می‌تواند به‌علت تفاوت ژنتیکی از نظر سیستم ریشه‌ای توسعه یافته‌تر، میزان سطح برگ، تعداد روزنه، اندازه روزنه و مکانیزم‌های سازگاری با محدودیت آب نظیر تنظیم اسمزی باشد. ارقام مقاوم به‌منظور حفظ عملکرد در شرایط محدودیت آب روزنه‌ها را باز نگه می‌دارند تا بتوانند آب و مواد غذایی را از خاک جذب کنند. در این تحقیق ژنوتیپ باستان با وجود هدایت روزنه بالا، محتوی نسبی آب برگ آن در سطح دو ژنوتیپ دیگر بود و می‌توان گفت به‌علت توانایی بالای آن در جذب آب از خاک در شرایط محدودیت آب است.

جدول ۴- مقایسه میانگین میزان مالون دی آلدئید، نشت الکترولیت و شاخص پایداری غشاء برای سطوح مختلف اثرات اصلی محدودیت آب، ژنوتیپ و برهم‌کنش آن‌ها در ارزن دم‌روپاهی.

Table 5. Means comparison of Malondialdehyde, electrolyte leakage and membrane stability for different levels of the main of effects water limitation, genotype and their interaction in foxtail millet.

ژنوتیپ Genotype	محدودیت آب Water limitation	مالون‌دی‌آلدئید (نانومول بر گرم وزن تازه) MDA (nmol.g ⁻¹ Fw)	نشت الکترولیت (درصد) Electrolyte leakage%	
Bastan		181.4 ^b	25.7 ^b	27.0 ^a
Kfm5		299.1 ^a	33.0 ^a	31.6 ^a
Kfm20		286.0 ^a	28.6 ^b	31.4 ^a
HSD		38.2	4.2	8.2
	W ₁	192.1 ^c	17.2 ^c	17.4 ^b
	W ₂	238.4 ^d	25.5 ^d	23.6 ^{ab}
	W ₃	336.0 ^a	44.7 ^a	49.1 ^a
HSD		38.2	4.2	8.2
Bastan	W ₁	144.1 ^f	13.5 ^u	17.2 ^u
	W ₂	161.3 ^{ef}	24.8 ^c	22.8 ^b
	W ₃	238.8 ^{c-e}	39.0 ^b	41.1 ^a
Kfm5	W ₁	249.7 ^{c-e}	20.0 ^{ca}	18.6 ^d
	W ₂	256.6 ^{cd}	25.0 ^c	20.9 ^b
	W ₃	391.1 ^a	54.0 ^a	55.3 ^a
Kfm20	W ₁	182.5 ^{d-1}	18.0 ^{ca}	16.3 ^d
	W ₂	297.5 ^{bc}	26.8 ^c	27.0 ^d
	W ₃	378.1 ^{ab}	41.0 ^d	51.0 ^a
HSD		104.1	9.9	19.3

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون توکی در سطح ۵ درصد دارای تفاوت معنی‌دار نمی‌باشند. (W₁، W₂ و W₃ به‌ترتیب تأمین ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰ درصد آب موردنیاز)

Means followed by the same letters in each column are not significant different at the 0.05 level according to tukey test. (W₁، W₂ and W₃ are 100, 75 and 50 percent plant water requirement respectively)

تنش، خاموشی غیر فوتوشیمیایی و فلئورسانس برگ قادر به حذف مازاد انرژی الکترون‌های برانگیخته نبوده و در نتیجه مولکول اکسیژن به‌عنوان پذیرنده الکترون جایگزین شده و نهایتاً منجر به تولید بالای گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود (۴). واکنش‌پذیری بالای گونه‌های فعال اکسیژن از طریق پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی سبب سست شدن بافت غشاء سلولی شد. مالون دی‌آلدئید شاخصی از میزان خسارت وارده به غشاء سلولی است (۷ و ۸). محدودیت آب خشکی باعث افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها و در نتیجه افزایش نشت الکترولیت و کاهش پایداری غشا سلول می‌شود. محدودیت آب از طریق محدود شدن آسیمیلایسیون CO_2 و توانایی واکنش‌های زنجیره انتقال الکترون فتوستتزی نیز منتج به تشکیل اکسیژن فعال می‌شود (۴). لاتا و همکاران (۲۰۱۱) مقاومت به محدودیت آب ارقام ارزن را بر اساس سطوح مالون دی‌آلدئید تولید شده مورد بررسی قرار دادند و ابراز داشتند ارقامی که در زمان مواجهه با محدودیت آب سطح مالون دی‌آلدئید در آن‌ها به‌میزان کمتری افزایش نشان می‌دهد دارای مقاومت نسبی بالاتری به محدودیت آب می‌باشند (۲۲). آنان ابراز داشتند سطح پایین مالون دی‌آلدئید در ارقام مقاوم نشان‌دهنده کارآمدی سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی ارقام مقاوم در پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن و محدودیت آب اکسیداتیو است. سطح پایین مالون دی‌آلدئید در ژنوتیپ باستان نشان می‌دهد این ژنوتیپ مقاومت نسبی بهتری به محدودیت آب دارد. ارتباط منفی و معنی‌داری ($r=0.81$) نیز بین محتوی مالون دی‌آلدئید و عملکرد دانه مشاهده شد. دابی و همکاران (۲۰۱۲) نیز افزایش میزان مالون دی‌آلدئید را با افزایش شدت و دوام محدودیت آب گزارش کردند (۹). در مطالعات متعددی ارتباط مستقیم ظرفیت اجتناب و یا ترمیم غشاء با مقاومت با محدودیت آب گزارش شد (۳، ۳۳). نشت الکترولیت نیز بیانگر خسارت به غشاء

نشت الکترولیت: برهم‌کنش محدودیت آب و ژنوتیپ در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از محدودیت آب از نظر آماری معنی‌دار ($p<0.01$) شد (جدول ۲). در سه ژنوتیپ تحت تأثیر محدودیت آب متوسط (۷۵ درصد تأمین نیاز آبی) نشت الکترولیت افزایش معنی‌داری نشان نداد ولی محدودیت آب شدید (۵۰ درصد تأمین نیاز آبی) باعث افزایش معنی‌دار ($p<0.05$) نشت الکترولیت شد. در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از محدودیت آب در تیمار شاهد و محدودیت آب متوسط (۷۵ درصد تأمین نیاز آبی) ژنوتیپ‌ها اختلاف معنی‌داری از نظر میزان نشت الکترولیت نشان ندادند، ولی در محدودیت آب شدید (۵۰ درصد تأمین نیاز آبی) نشت الکترولیت در ژنوتیپ باستان به‌طور معنی‌داری کمتر بود (جدول ۴). در اغلب تیمارها با افزایش دوام محدودیت آب میزان نشت الکترولیت‌ها افزایش یافت (جدول ۴). اثر اصلی محدودیت آب بر نشت الکترولیت‌ها نیز در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از محدودیت آب از نظر آماری معنی‌دار ($p<0.05$) شد (جدول ۲). بیشترین نشت الکترولیت‌ها در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از محدودیت آب در تیمار محدودیت آب شدید (۵۰ درصد درصد تأمین نیاز رطوبتی) بود و اختلاف معنی‌داری با سایر سطوح محدودیت آب داشت (جدول ۴). نشت الکترولیت ژنوتیپ‌ها نشان داد نشت ژنوتیپ باستان به‌طور معنی‌داری کمتر از دو ژنوتیپ دیگر بود (جدول ۴).

تغییر شاخص‌های پایداری غشاء شامل نشت الکترولیت و میزان مالون دی‌آلدئید در ژنوتیپ‌های ارزن نشان داد، محدودیت آب باعث خسارت به غشاء سلولی در ژنوتیپ‌های ارزن شد. روند تغییرات این شاخص‌ها در سه ژنوتیپ ارزن مشابه بود ولی میزان متفاوت تغییر شاخص‌ها بیانگر حساسیت متفاوت ژنوتیپ‌ها است. حفظ تمامیت غشاء سلولی طی شرایط تنش، نشانه وجود مکانیزم‌های کنترلی در تحمل به پسابیدگی است. با افزایش شدت و دوام

ژنوتیپ باستان (به میزان ۲۳ درصد) و در محدودیت آب شدید (تأمین ۵۰ درصد نیاز آبی) در ژنوتیپ KFM5 (به میزان ۸۰ درصد نسبت به شاهد) در مقایسه با دو ژنوتیپ دیگر بیشتر بود (جدول ۵). تعداد دانه در پانیکول همبستگی مثبت و معنی داری با عملکرد نشان داد ($r=0.91$).

وزن هزار دانه: برهم کنش تیمارها بر وزن هزار دانه از نظر آماری معنی دار ($p<0.05$) شد (جدول ۲). با وجودی که در سه ژنوتیپ با افزایش محدودیت آب وزن هزار دانه کاهش یافت، ولی در هیچکدام از ژنوتیپها اختلاف معنی داری بین سطوح محدودیت آب مشاهده نشد (شکل ۱). در سه سطح محدودیت آب ژنوتیپ باستان بیشترین وزن هزار دانه را دارا بود و میزان کاهش آن تحت تأثیر محدودیت آب متوسط و شدید (به ترتیب به میزان ۱۷ و ۱۸ درصد در مقایسه با شاهد) بیشتر از دو ژنوتیپ دیگر بود و حساسیت بیشتری به افزایش محدودیت آب نشان داد (شکل ۱). وزن هزار دانه همبستگی مثبت و معنی داری با عملکرد دانه نشان داد ($r=0.64$).

سلولی است و محدودیت آب در همه ارقام مقاوم و حساس باعث افزایش نشت الکترولیت شد ولی ارقام مقاوم بجز در شرایطی که محدودیت آب تداوم می یابد نفوذپذیری کمی در غشاء آنها مشاهده شد (۳، ۲۲). سطوح پایین نشت الکترولیت در ارقام مقاوم نشان دهنده توانایی بالای آنها در حفظ تمامیت غشاء سلولی بود. در تحقیق حاضر نیز شدت و دوام محدودیت آب باعث افزایش میزان نشت الکترولیت در همه ژنوتیپها شد. تأثیر کمتر محدودیت آب بر نشت الکترولیت در ژنوتیپ باستان نشان دهنده حفظ تمامیت غشاء و مقاومت بیشتر این ژنوتیپ در برابر محدودیت آب است.

تعداد دانه در پانیکول: برهم کنش تیمار محدودیت آب و ژنوتیپ از نظر آماری معنی دار ($p<0.05$) شد (جدول ۲). با وجودی که در سه ژنوتیپ با افزایش محدودیت آب تعداد دانه در پانیکول کاهش یافت و فقط محدودیت آب شدید باعث کاهش معنی دار تعداد دانه در پانیکول شد، ولی میزان کاهش در محدودیت آب متوسط (تأمین ۷۵ درصد نیاز آبی) در

جدول ۵- مقایسه میانگین عملکرد و اجزای آن در سطوح مختلف اثر اصلی محدودیت آب و برهم کنش آن با ژنوتیپ در ارزن دمروبهی.

Table 7. Means comparison of yield and its components for different levels of the main effect of water limitation and interaction between drought stress and genotype in foxtail millet.

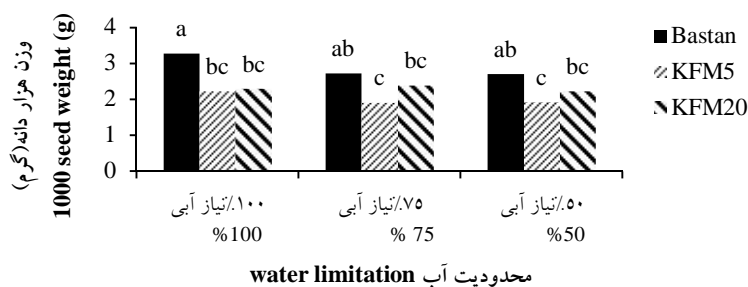
ژنوتیپ Genotype	محدودیت آب Water limitation	وزن هزار دانه (گرم) 1000 seed weight (g)	تعداد دانه در پانیکول Seed per panicle	عملکرد دانه (گرم بر مترمربع) Seed yield (g.m ⁻²)
	W ₁	2.602 ^a	544.74 ^a	225.45 ^a
	W ₂	2.345 ^{ab}	460.45 ^a	168.79 ^b
	W ₃	2.285 ^b	180.83 ^b	69.34 ^c
HSD		0.319	98.64	38.79
Bastan	W ₁	3.287 ^a	599.33 ^{ab}	310.28 ^a
	W ₂	2.730 ^{ab}	458.29 ^{a-d}	199.27 ^b
	W ₃	2.702 ^{ab}	245.85 ^{de}	106.18 ^{c-e}
Kfm5	W ₁	2.227 ^{bc}	645.62 ^a	225.40 ^{ab}
	W ₂	1.917 ^c	572.25 ^{a-c}	174.99 ^{bc}
	W ₃	1.927 ^c	122.97 ^f	38.63 ^e
Kfm20	W ₁	2.292 ^{bc}	396.28 ^{b-e}	143.68 ^{b-d}
	W ₂	2.390 ^{bc}	350.80 ^{c-e}	135.11 ^{b-d}
	W ₃	2.227 ^{bc}	173.66 ^{et}	63.21 ^{de}
HSD		0.752	232.80	91.55

میانگینهای دارای حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون توکی در سطح ۵ درصد تفاوت معنی داری ندارند. (W₁، W₂ و W₃ به ترتیب تأمین ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰ درصد آب مورد نیاز).

Means followed by the same letters in each column are not significant different at the 0.05 level according to tukey test. (W¹, W² and W³ are 100, 75 and 50 percent plant water requirement respectively)

در محدودیت آب شدید (تأمین ۵۰ درصد نیاز آبی) میزان کاهش عملکرد در ژنوتیپ KFM5 (۸۴ درصد در مقایسه با شاهد) نسبت به بقیه بیشتر بود (جدول ۵). در تمام سطوح محدودیت آب ژنوتیپ KFM20 کمترین عملکرد دانه را داشت و کاهش عملکرد تحت تأثیر محدودیت آب در این ژنوتیپ کمتر از دو ژنوتیپ دیگر بود.

عملکرد دانه: برهم‌کنش محدودیت آب و ژنوتیپ بر عملکرد دانه از نظر آماری معنی‌دار ($p < 0.05$) شد (جدول ۲). در سه ژنوتیپ با افزایش محدودیت آب عملکرد دانه کاهش یافت ولی میزان کاهش آن تحت تأثیر محدودیت آب متوسط (تأمین ۷۵ درصد نیاز آبی) فقط در ژنوتیپ باستان (۳۶ درصد در مقایسه با شاهد) معنی‌دار شد.



شکل ۱- مقایسه میانگین وزن هزار دانه برای اثر متقابل محدودیت آب و ژنوتیپ.

Figure 1. Means comparison of seed 1000 weight for intraction of water limitation and genotype.

کاهش عملکرد دانه ارزن در شرایط محدودیت آب را به علت کاهش تعداد دانه در سنبله و وزن دانه گزارش کردند (۱۱، ۲۰، ۲۳، ۲۶ و ۳۰). در تحقیق حاضر کاهش عملکرد تحت تأثیر محدودیت آب به علت کاهش تعداد دانه در پانیکول و وزن دانه بود، ولی عملکرد همبستگی بالاتری با تعداد دانه نشان داد. عملکرد لاین KFM20 با تعداد دانه کمتر، خیلی تحت تأثیر محدودیت آب قرار نگرفت. همبستگی منفی و معنی‌داری بین عملکرد دانه با میزان مالون-دی‌آلدئید ($r = -0.81$) و نشت الکترولیت در ۳۰ و ۴۵ روز بعد از محدودیت آب (به ترتیب $r = -0.87$ و $r = -0.83$) مشاهده شد.

نتیجه‌گیری کلی

بر اساس محتوی نسبی آب و هدایت روزنه ژنوتیپ باستان از نظر مکانیزم‌های مقاومت به

افزایش محدودیت آب منجر به کاهش وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه شد. تنش در دوره رشد رویشی از طریق کاهش سطح برگ فعال فتوسنتزی و در دوره زایشی از طریق کاهش طول دوره رشدی باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود (۱). محدودیت آب در مرحله گلدهی و گرده‌افشانی، از طریق کاهش تعداد دانه در خوشه منجر به کاهش عملکرد دانه می‌شود (۱، ۲۴ و ۳۱). کمبود آب در دوره گلدهی و بعد از آن نه تنها به واسطه بسته شدن روزنه باعث کاهش سرعت فتوسنتز می‌شود بلکه زمان انتقال کربوهیدرات‌ها به دانه را کاهش، و از طریق کاهش اندازه دانه باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود (۲۴ و ۳۶). محدودیت آب سه هفته بعد از گرده‌افشانی تأثیری بر تعداد دانه در سنبله ندارد اما وزن دانه را به علت کاهش فتوسنتز و سرعت انتقال مواد کاهش می‌دهد (۱۱ و ۲۳). محققین زیادی نیز

ژنوتیپ دیگر بود، ولی شدت کاهش عملکرد و اجزای آن تحت تأثیر محدودیت آب بیشتر از دو ژنوتیپ دیگر بود که دلیل اصلی آن کوتاه‌تر بودن دوه رشد آن است.

سپاسگزاری

از دانشگاه بیرجند به دلیل همکاری در اجرای این طرح کمال تشکر را داریم.

محدودیت آب وضعیت بهتری نسبت به دو ژنوتیپ دیگر دارد و انتظار می‌رود عملکرد بالاتری در شرایط محدودیت آب داشته باشد. سطح پایین مالون‌دی-آلدئید نیز بیانگر خسارت کمتر غشاء و حفظ تمامیت غشاء سلولی در این ژنوتیپ است. همبستگی منفی و معنی‌داری بین عملکرد با میزان مالون‌دی‌آلدئید و نشت الکترولیت وجود داشت و لذا ژنوتیپ باستان در شرایط محدودیت آب ارجحیت دارد. در تمام سطوح محدودیت آب عملکرد ژنوتیپ باستان بالاتر از دو

منابع

1. Alizadeh, O., Majidi, E., Nadian, H., Noor Mohammadi, G. and Amerian, M. 2007. Effects of drought stress and nitrogen rate on corn yield and components of yield. *J. Agric. Sci. Islamic Azad Uni.*, 13: 23. 427-434. (In Persian)
2. Anjum, F., Yaseen, M., Rasul, E., Wahid, A. and Anjum, S. 2003. Water stress in barley, effect on chemical composition and chlorophyll content. *Pakistan J. Agric. Sci.*, 40:45-49.
3. Bhushan, D., Pandey, A., Choudhary, M.K., Datta, A. and Chakraborty, S. 2007. Comparative Proteomics analysis of differentially expressed protein in chickpea extracellular matrix during dehydration stress. *Mol. Biol. Cell Proteomics*, 6:1868-1884.
4. Chaves, M., Marco, J. and Pereira, J. 2003. Understanding plant response to drought from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.*, 30: 3.239-264.
5. Colom, M.R. and Vazzana, C. 2003. Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive plants. *Environ. Exp. Bot.*, 49: 2.135-144.
6. Dai, H.P., Gia, G.L., Feng, B.L., Qu, J.Q., Sun, S.M., Qin, X.W. and Ren, X.M. 2009. Accumulation of source and starch content during the grain filling stage of Foxtail millet in two cultural practice. *J. Chin. Agric. Uni.*, 6: 37-40.
7. Dai, H.P., Gia, G.L., Lu, C., Wei, A.Z., Feng, B.L. and Zhang, S.Q. 2011a. Studies of synergism between root system and leaves senescence in Broomcorn millet (*panicum miliaceum* L.). *J. Food, Agric. Environ. solutions.*, 9: 2.177-180.
8. Dai, H.P., Zhang, P.P., Lu, C., Gia, G.L., Song, H., Ren, X.M., Chen, J., Wei, A.Z., Feng, B.L. and Zhang, S.Q. 2011b. Leaf senescence and reaction oxygen species metabolism of Broomcorn millet under drought condition. *Aust. J. Crop Sci.*, 5: 12.1655-1660.
9. Dai, H.P., Shan, C.J., Wei, A.H., Yang, T., Sa, W.Q. and Feng, B.L. 2012. Leaf senescence and photosynthesis in foxtail millet (*Setaria italica* L) varieties exposed to drought conditions. *Aust. J. Crop Sci.*, 6: 2.232-237.
10. Dat, J., Vandenabeele, S. and Vranova, E. 2000. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cell. Mol. Life Sci.*, 57: 779-795.
11. Davoodi, N., Seghatoleslami, M.J., Mousavi, S.Gh. and Azari-Nasrabad, A. 2013. The effect of foliar application of nano-zinc oxide on yield and water use efficiency of foxtail millet in drought stress conditions. *Environ. Stresses Crop Sci.*, 6: 1. 46-37. (In Persian)
12. Flexas, J., Galmes, J., Ribas-Carbo, M. and Medrano, H. 2005. The effects of water stress on plant respiration. *Advances in Photosynthesis and Respiration*. Netherland: Springer. Pp: 85-94.
13. Gong, J., Zhao, A.F. and Huang, Y.M. 2006. Water relation, gas exchange, photochemical efficiency and peroxidative stress of four plant species. *Photosynthetica*. 44: 3. 355-364.

14. Heidari-zooleh, H., Jahansooz, M.R. and Poostini, K. 2006. The effect of water deficit on yield and water use efficiency of maize, sorghum and millet intercropping system. M.Sc. thesis. University of Tehran. (In Persian)
15. Heidari-zooleh, H., Jahansooz, M.R., Yunusa, I., Hosseini, S.M.B., Chaichi, M.R. and Jafari, A.A. 2011. Effect of alternate irrigation on root-divided Foxtail Millet. *Aust. J. Crop Sci.*, 5: 205-213.
16. Hosseini Salekdeh, G.R., Matthew. Bennett, J. and Boyer, J. 2009. Conceptual framework for drought phenotyping during molecular breeding. *Trends Plant Sci.*, 14: 1360-1385.
17. Kafi, M., Borzooee, A., Salehi, M., Kamandi, A., Masoumi, A. and Nabati, J. 2010. *Physiology of Environmental Stress in Plants*. Ferdowsi University of Mashhad publication. 502p. (In Persian)
18. Keshavars, L., Farahbakhsh, H. and Golkar, P. 2012. The effects of drought stress and absorbent polymer on morph-physiological traits of Pear Millet. *Int. Res. J. Appl. Basic Sci.*, 3: 1.148-154.
19. Keshavars, L., Farahbakhsh, H. and Golkar, P. 2013. Effects of different irrigation and superabsorbent levels on physio-morphological traits and forage yield of Millet. *Am J. Agric. Environ. Sci.*, 13: 7.1012-1018.
20. Khodabandloo, Sh., Sepehri, A., Ahmadvand, G. and Keshtkar, A.H. 2014. Effect of silicon on millet grain yield and water use efficiency under drought stress. *Crops Improv.*, 16: 2.416-399
21. Larcher, W.P. 1995. *Physiological plant ecology*. New York, USA., 506p.
22. Lata, C., Jha, Sarita., Sreenivasulu, N. and Prasad, M. 2011. Differential antioxidative responses to dehydration-induced oxidative stress in core set of foxtail millet cultivars. *Protoplasma.*, 248: 8.817-828.
23. Mahalakshmi, V. and Bidinger, F.R. 1985. Flowering of pearl millet to water stress during panicle development. *Ann. App. Biol.*, 106: 3.571-578.
24. Maqsood, M. and Azam Ali, S.N. 2007. Effects of environmental stress on growth, radiation use efficiency and yield of finger millet (*Eleusine coracana*). *Pakistan J. Bot.*, 39: 2.463-474.
25. Medrano, H., Escalona, J.M. and Bota, J. 2002. Regulation of photosynthesis C3 plant in response to progressive drought: stomata conductance as a reference parameter. *Ann. Bot.*, 89: 7. 895-905.
26. Mousavi, Gh., Mirhadi, M. and Saadat, A. 2011. Effect of deficit-irrigation and nitrogen levels on yield and water of efficiency of sorghum and pearl millet (*Pennisetum*). *J. Modern Sci.*, 5: 101-114. (In Persian)
27. Nagy, Z., Tuba, Z., Zsoldos, F. and Erdei, L. 1995. CO₂ exchange and water relation rponses of sorghum and maize during water stress. *J. Plant Physiol.*, 145: 4.539-544.
28. Ritche, S.W. and Nguyen, H.T. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotype differing in drought resistance. *Crop Sci.*, 30: 105-111.
29. Schaffert, R.E., Albuquerque, P.E.P., Duarte, J.O., Garcia, J.O., Gomide, R.L., Guimares, C.T., Magalhes, P.C., Magalhes, J.V. and Queiroz, V.A.V. 2011. Phenotyping sorghum for adaptation to drought, Part II in Monneveux, P., and Ribaut, JM. (Eds), *Drought phenotyping in crops: from theory to practice*. Generation Challenge Programme.
30. Seghatoleslami, M.J., Kafi, M., Majidi, E., Darvish, F. and Noormohamadi, Gh. 2007. The effect of irrigation on yield and water use efficiency of three species of millet. *J. Agric. Sci.*, 11: 121-131.
31. Seghatoleslami, M.J., Kafi, M., Majidi, E., Noormohamadi, Gh. and Darvish, F. 2008. Effect of drought stress in different growth stages on yield and water use efficiency five millet genotypes. *Sci. Techol. Agric. Nat. Resour.*, 11: 215-225. (In Persian)
32. Shiferaw, B. and Baker, D.A. 1996. An evaluation of drought screening techniques for *Eragrostis*. *Trop. Sci.*, 36: 74-85.

33. Sreenivasulu, N., Grimm, B., Wotus, U. and Weschke, W. 2000. Differential response of antioxidant compounds to salinity stress in salt-tolerant and salt-sensitivity seedlings of foxtail millet. *Physiol. Plant*, 109: 443-442.
34. Vitkauskaitė, G. and Venskaitė, L. 2011. Differences between C3 (*Hordeum vulgare* L.) and C4 (*Panicum miliaceum* L.) plants with respect to their resistance to water deficit. *Agric.*, 98: 4. 349-356.
35. Xoconostle-Cazares, B., Ramirez-Ortega, F.A., Flores-Lenes, L. and Ruiz-Medrano, R. 2010. Drought tolerance in crop plants. *Am. J. Plant Physiol*, 5: 5. 214-256.
36. Zhang, J. and Kirkham, M.B. 1995. Water relations of water-stressed, split-root C4 (*Sorghum binocolor*) and C3 (*Helianthus annuus*) plants. *Am. J. Bot.*, 82: 10.1220-1229.

