نشریهٔ پژوهش‌های حبوبات ایران
جلد۴ شمارهٔ۲، صفحهٔ ۹۸-۸۷، نیمهٔ دوم ۱۳۹۲

Iranian Journal of Pulses Research
Vol. 4, No. 2, 2013, p. 87-98

بررسی اثرات تنش خشکی بر فتوسنتز، فلوئورسانس کلروفیل و میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های متحمل و حساس نخود (*Cicer arietinum* L.)

راهله رهباریان[1*]، رمضانعلی خاوری‌نژاد[2]، علی گنجعلی[3]، عبدالرضا باقری[4] و فرزانه نجفی[5]

۱- عضو هیئت علمی (استادیار) دانشگاه پیام‌نور، گروه زیست‌شناسی

۲- استاد گروه زیست‌شناسی دانشکده علوم، دانشگاه تربیت معلم، تهران، ایران، ra_khavarinejad@yahoo.com

۳- دانشیار گروه زیست‌شناسی دانشکده علوم، دانشگاه فردوسی مشهد، ganjeali@um.ac.ir

۴- استاد گروه بیوتکنولوژی و بِه‌نژادی گیاهی، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد، abagheri@um.ac.ir

۵- استادیار گروه زیست‌شناسی دانشکده علوم، دانشگاه تربیت معلم، تهران، ایران، f_najafi@yahoo.com

تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/۰۸/۰۲
تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۱۲/۱۸

چکیده

به‌منظور بررسی اثرات تنش خشکی بر فتوسنتز، فلوئورسانس کلروفیل و میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی آزمایشی با دو ژنوتیپ کاندیدای متحمل به خشکی شامل MCC392 و MCC877 و دو ژنوتیپ کاندیدای حساس به خشکی شامل MCC68 و MCC448 در دو تیمار تنش خشکی (۲۵درصد ظرفیت زراعی) و بدون تنش (ظرفیت زراعی) در اتاقک رشد در شرایط کنترل‌شده انجام شد. آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار انجام شد و میزان فتوسنتز، فلوئورسانس کلروفیل و رنگدانه‌های فتوسنتزی آنها در مراحل گیاهچه‌ای، گلدهی و غلافدهی مورد سنجش و ارزیابی قرارگرفت. نتایج حاصل از این بررسی نشان داد که میزان اسیمیلاسیون CO_2، تعرق و کارآیی فتوسیستمII در شرایط تنش خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. کارآیی مصرف آب در شرایط تنش خشکی در همه ژنوتیپ‌های مورد بررسی افزایش یافت. تأثیر تنش خشکی بر میزان اسیمیلاسیون CO_2 و کارآیی فتوسیستمII در ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی کمتر از ژنوتیپ‌های حساس بود. ژنوتیپ‌های متحمل به تنش، کارآیی مصرف آب بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های حساس داشتند. تنش خشکی، تغییر چندانی در میزان کلروفیلa ایجاد نکرد، با این حال، میزان کلروفیلb در شرایط تنش خشکی، در همه ژنوتیپ‌های مورد بررسی افزایش یافت. نتایج این آزمایش نشان داد که عملکرد بهتر فتوسیستمII در شرایط تنش خشکی و همچنین بیشتربودن کارآیی مصرف آب و اسیمیلاسیون CO_2 در شرایط تنش خشکی، می‌تواند نشان‌دهندهٔ متحمل‌بودن ژنوتیپ‌ها به خشکی باشد، بنابراین این صفات می‌توانند به‌عنوان معیارهای مناسبی جهت شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی مورد استفاده قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی: اسیمیلاسیون CO_2، تنش خشکی، رنگدانه‌های فتوسنتزی، کارآیی فتوسیستمII، نخود

مقدمه

خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید محصول در اکثر نقاط دنیا و از جمله کشور ایران به‌شمار می‌آید (Bagheri *et al*., 1997). بررسی‌ها نشان می‌دهند که پاسخ گیاه به تنش خشکی از طریق تغییرات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و فرایندهای متابولیکی است (Ahmed *et al*., 2002). دستیابی به ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی، مؤثرترین راه برای مقابله با تنش خشکی است. بنابراین لزوم به‌کارگیری معیارهای مناسب جهت گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی، ضروری به‌نظر می‌رسد (Toker & Çagirgan, 1998). نخود (*Cicer arietinum* L.) یکی از مهم‌ترین بقولات دانه‌ای است که به‌دلیل اهمیت راهبردی آن در تولید پروتئین‌های گیاهی در اکثر نقاط دنیا کشت می‌شود (Gunes *et al*., 2006). تنش خشکی، علت کاهش شدید عملکرد نخود در اکثر مناطق کشت نخود و به‌ویژه ایران می‌باشد (Bagheri *et al*., 1997). با بهبود روش‌های زراعی، به‌کارگیری روش‌های اصلاحی و استفاده از ارقام متحمل به تنش خشکی، می‌توان کاهش عملکرد ناشی از تنش خشکی را جبران نمود (Bagheri *et al*., 1997 ؛ Toker & Çagirgan, 1998). بنابراین بررسی مکانیسم‌های مقاومت به تنش خشکی و شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی در گیاه نخود از اهمیت زیادی برخوردار است (Parameshwarappa & Salimath, 2008).

یکی از پاسخ‌های مهم گیاهان در شرایط تنش خشکی، بسته‌شدن روزنه‌های برگی جهت جلوگیری از تعرق و در نتیجه

* **نویسنده مسئول:** همراه: ۰۹۱۵۳۵۱۸۱۵۷، ra_rahbarian@yahoo.com

حفظ آب موجود در برگ‌ها می‌باشد. بسته‌شدن روزنه‌ها علاوه بر کاهش میزان تعرق، سبب کاهش ورود CO_2 به درون برگ می‌شود. به‌دنبال کاهش غلظت CO_2درون‌سلولی، نسبت CO_2/O_2 در برگ کاهش یافته و در نتیجه میزان اسیمیلاسیون CO_2 و فتوسنتز کاهش می‌یابد (Kiani *et al*., 2008؛ Reddy *et al*., 2003). کاهش میزان فتوسنتز در شرایط تنش خشکی، همچنین می‌تواند به‌دلیل تغییر میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی از جمله کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها باشد. ممانعت از سنتز کلروفیل و کاهش مقدار پروتئین متصل‌شونده به کلروفیل، سبب کاهش میزان کمپلکس پروتئین-رنگدانه دریافت‌کنندهٔ نور می‌شود و در نتیجه، میزان فتوسنتز تحت تأثیر تنش خشکی کاهش می‌یابد (Nunes *et al*., 2008). بررسی‌ها مؤید این است که کاروتنوئیدها نقش مهمی در پاسخ گیاه به تنش خشکی دارند و بنابراین در افزایش مقاومت به تنش خشکی نقش مؤثری دارند (Jaleel *et al*., 2009).

کارآیی مصرف آب[1] نیز به‌عنوان یک شاخص مهم در سنجش میزان تحمل ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی معرفی شده است (Ahmed *et al*., 2002؛ Piper *et al*., 2007). کارآیی مصرف آب بالا در یک گیاه در شرایط تنش خشکی نشان‌دهندهٔ متحمل‌بودن آن نسبت به خشکی است (Ahmed *et al*., 2002).

پیامد دیگر تنش خشکی، تغییر میزان فعالیت فتوسیستمII و همچنین تخریب ساختمان پروتئینD_1 موجود در فتوسیستمII و در نتیجه افزایش فلوئورسانس کلروفیل در شرایط تنش خشکی است (Ahmed *et al*., 2002). کارآیی فتوسیستمII، به‌عنوان یک شاخص مهم در ارزیابی میزان تحمل گونه‌های مختلف گیاهی به تنش خشکی مطرح است (Zlatev & Yordanov, 2004؛ Tilahun & Sven, 2003؛ Mssacci *et al*., 2008؛ Kiani *et al*., 2008). نتایج حاصل از بررسی‌ها نشان می‌دهد که عملکرد کوانتومی فتوسنتز(Y) و همچنین سرعت انتقال الکترون در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی، تحت تأثیر تنش خشکی کاهش می‌یابند (Zlatev & Yordanov, 2004). بالاتربودن کارآیی فتوسیستمII و عملکرد کوانتومی آن در ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی نسبت به ژنوتیپ‌های حساس در گیاهانی مانند آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.)، پنبه (*Gossypium hirsutum*) و لوبیا گزارش شده است (Kiani *et al*., 2008؛ Mssacci *et al*., 2008؛ Zlatev & Yordanov, 2004).

هدف از این تحقیق، بررسی اثرات تنش خشکی بر شاخص‌های فتوسنتزی، فلوئورسانس کلروفیل و همچنین ارتباط بین میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی و عملکرد فتوسیستمII در ژنوتیپ‌های حساس و متحمل به تنش خشکی نخود بوده است.

مواد و روش‌ها

به‌منظور بررسی و شناسایی صفات مورفوفیزیولوژیک مؤثر در بهبود تحمل به خشکی، دو ژنوتیپ کاندیدای متحمل به خشکی (MCC392 و MCC877) و دو ژنوتیپ کاندیدای حساس به خشکی (MCC68 و MCC448) حاصل آزمایش‌های درازمدت قبلی (Ganjeali, *et al*., 2009) در دو تیمار تنش خشکی (۲۵درصد ظرفیت زراعی) و بدون تنش (ظرفیت زراعی) در شرایط کنترل‌شده به‌صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار مورد بررسی قرار گرفتند. هر واحد آزمایشی در این آزمایش، از یک گلدان به حجم ۲/۵لیتر تشکیل شد که از ماسه و خاک مزرعه به نسبت ۳:۲ پُر گردید. درصد رطوبت خاک از طریق اندازه‌گیری درصد وزنی روزانه رطوبت خاک و اضافه‌نمودن آب مصرفی توسط هر گلدان، تنظیم شد. گلدان‌ها در اتاقک رشد در ماه اول با درجه‌حرارت روز و شب به‌ترتیب ۲۱ و ۸درجهٔ‌سانتی‌گراد و ۱۲/۵ساعت روشنایی و ۱۱/۵ساعت تاریکی و در ماه دوم در درجه‌حرارت روز و شب به‌ترتیب ۲۷ و ۱۲درجهٔ‌سانتی‌گراد و ۱۳ساعت روشنایی و ۱۱ساعت تاریکی مطابق با میانگین تقریبی داده‌های هواشناسی مناطق تولید نخود قرار گرفتند. در مراحل گیاهچه‌ای، گلدهی و غلافدهی، میزان فتوسنتز، فلوئورسانس کلروفیل و میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های مورد بررسی، اندازه‌گیری شد.

اندازه‌گیری میزان اسیمیلاسیون CO_2(A)، تعرق(E) و غلظت CO_2 درون سلول (Ci)، در برگ‌های جوان کاملاً توسعه‌یافته گیاهان در مراحل گیاهچه‌ای، گلدهی و غلافدهی به‌وسیلهٔ دستگاه اندازه‌گیری میزان فتوسنتز (مدل IRGA, LCA4+ ADC Bio.Scientific Ltd., Herfordshire, UK) انجام شد. کارآیی لحظه‌ای مصرف آب نیز از نسبت میزان اسیمیلاسیون CO_2 به میزان تعرق محاسبه شد (Ahmed *et al*., 2002).

برای اندازه‌گیری میزان فلوئورسانس کلروفیل و میزان کارآیی فتوسیستمII، ابتدا سطح برگ‌های جوان توسعه‌یافته با قرارگرفتن گیره بر روی آنها به‌مدت۲۰دقیقه در شرایط تاریکی قرار گرفتند و سپس با اتصال رابط دستگاه به برگ و تنظیم دستگاه، سنجش عملکرد فتوسیستمII، سرعت انتقال الکترون و عملکرد کوانتومی فتوسنتز آنها به‌وسیلهٔ دستگاه

[1] Water Use Efficiency (WUE)

کلروفیل‌فلورومتر مدل OS5-FI اندازه‌گیری شد. برای سنجش عملکرد فتوسیستمII، نسبت Fv (تفاوت حداکثر فلوئورسانس با حداقل فلوئورسانس[Fm-F0]) به Fm (حداکثر فلوئورسانس) توسط دستگاه اندازه‌گیری شد.

F0: عملکرد فلوئورسانس در غیاب نور فتوسنتزی است که همان حداقل فلوئورسانس است (Maxwell *et al*., 2000).

برای سنجش میزان کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها از روش Lichtenthaler (1987) استفاده شد. میزان کلروفیل کل، کلروفیل a و b و کاروتنوئیدها از طریق معادله‌های زیر محاسبه گردید. ضریب ثبات کلروفیل (CSI) نیز مطابق معادله زیر (Sairam *et al*., 1997) محاسبه شد.

معادله (۱) $(Chl b)$ کلروفیل b= $21.21A_{647}-5.1A_{664}$

معادله (۲) $(Chl a)$ کلروفیل a= $12.25\ A_{664}-2.79A_{647}$

معادله (۳) کلروفیل کُل (TChl)= $chla+chlb$

معادله (۴) $carotenoid = \frac{1000A_{470}-1.8chla-85.02chlb}{198}$

معادله (۵) CSI= کلروفیل کل در شرایط بدون تنش/ کلروفیل کل در شرایط تنش ×۱۰۰

A_{647}: میزان جذب نوری در طول موج ۶۴۷نانومتر، A_{664}: میزان جذب نوری در طول موج ۶۶۴نانومتر و A_{470}: میزان جذب نوری در طول موج ۴۷۰ نانومتر می‌باشد.

تجزیه و تحلیل آماری

داده‌های حاصل از اندازه‌گیری‌ها و یادداشت‌برداری‌ها به‌وسیلهٔ نرم‌افزارJMP مورد تجزیه آماری قرار گرفتند. در این آزمایش، داده‌هایی که به‌صورت درصد بودند، ابتدا به‌صورت Arc sin تبدیل شدند و سپس تجزیه واریانس داده‌ها انجام شد. مقایسه میانگین‌ها به‌وسیلهٔ نرم‌افزارMSTAT-C انجام شد و سپس شکل‌ها به‌وسیلهٔ نرم‌افزار Excel ترسیم‌شدند.

نتایج و بحث

غلظت CO_2 درون‌برگی (Ci)

در مرحله گیاهچه‌ای، غلظت CO_2 درون‌برگی در ژنوتیپ MCC448 به‌طور معنی‌داری کاهش یافت و از ۱۰۲۴ vpm در تیمار شاهد به ۸۰۰vpm در شرایط تنش خشکی رسید (جدول۱). تنش خشکی تغییرات معنی‌داری در سایر ژنوتیپ‌ها از نظر غلظت درونی CO_2 ایجاد نکرد (جدول۱). در مرحله گلدهی، غلظت CO_2 درون‌برگی در همه ژنوتیپ‌ها کاهش یافت. ژنوتیپ متحمل به تنش خشکی MCC877 در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، از بالاترین غلظت CO_2 درون‌برگی برخوردار بود (جدول۲). در مرحله غلاف‌دهی، غلظت CO_2 درون‌برگی در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های MCC392، MCC877 و MCC448 کاهش و در ژنوتیپ MCC68 افزایش یافت (جدول۳). در هر سه مرحله مورد بررسی، کمترین غلظت CO_2 درون‌برگی در شرایط تنش خشکی به ژنوتیپ MCC448 اختصاص داشت (جدول۳).

میزان اسیمیلاسیون CO_2 (A)

در هر سه مرحله مورد بررسی، تنش خشکی، میزان اسیمیلاسیون CO_2 را در همه ژنوتیپ‌ها کاهش داد. با وجود این، در مرحله گیاهچه‌ای تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها از نظر میزان اسیمیلاسیون CO_2 مشاهده نشد (جدول۱). در مرحله گلدهی، در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، بیشترین و کمترین میزان اسیمیلاسیون CO_2 به‌ترتیب به ژنوتیپ‌های MCC877 و MCC68 اختصاص داشت (جدول۲). در مرحله غلافدهی، در هردو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، میزان اسیمیلاسیون CO_2 در ژنوتیپ‌های متحمل MCC877 و MCC392 بیشتر از ژنوتیپ‌های حساس MCC68 و MCC448 بود (جدول۳).

میزان تعرق(E)

در هر سه مرحله مورد بررسی، تنش خشکی، میزان تعرق را در همه ژنوتیپ‌ها کاهش داد. در مرحله گیاهچه‌ای، بیشترین و کمترین میزان تعرق در شرایط بدون تنش به‌ترتیب در ژنوتیپ‌های MCC68 و MCC392 مشاهده شد (جدول۱). در این مرحله، میزان تعرق در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ MCC877 به‌طور معنی‌داری کمتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود ($P\leq$۰/۰۵). در مرحله گلدهی، میزان تعرق در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های MCC392 و MCC877 به‌ترتیب بیشتر از ژنوتیپ‌های MCC68 و MCC448 بود (جدول۲). در این مرحله، در شرایط تنش خشکی میزان تعرق در ژنوتیپ‌های MCC68، MCC877، MCC392 و MCC448 به‌ترتیب به‌میزان۸۲درصد، ۸۰درصد، ۵۵درصد و ۴۶درصد نسبت به تیمار شاهد کاهش یافت (جدول۲). در مرحله غلافدهی، در شرایط تنش خشکی، ژنوتیپ متحمل به تنش (MCC877)، از میزان تعرق کمتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها برخوردار بود (جدول۳).

میزان کارآیی PSII (Fv/Fm)

در مرحله گیاهچه‌ای و در شرایط بدون تنش، ژنوتیپ MCC877 کارآیی PSII بیشتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها داشت و در شرایط تنش خشکی ژنوتیپ‌های MCC392 و MCC448 به‌ترتیب دارای بیشترین و کمترین کارآیی PSII بودند (شکل۱-الف).

جدول ۱- مقایسه میانگین میزان تعرق، اسیمیلاسیون CO_2، غلظت CO_2 درون‌سلولی، کل کلروفیل، عملکرد فتوسنتز و سرعت انتقال الکترون در ژنوتیپ‌های نخود در شرایط تنش خشکی و بدون تنش در مرحله گیاهچه‌ای در شرایط کنترل‌شده

Table 1. Mean Y (quantum yield of photosynthesis), electron transport rate (ETR), total chlorophyll content (Total Chl.), internal CO_2 concentration (C_i), CO_2 assimilation rate (A) and transpiration rate (E) in the seedling stage of chickpea genotypes in drought and control conditions

ژنوتیپ Genotype	تیمار Treatment	عملکرد فتوسنتز (Y)	سرعت انتقال الکترون (ETR) (µmol electron $m^{-2}s^{-1}$)	کل کلروفیل (Total Chl) (mg g^{-1} F.W.)	غلظت CO_2 درون‌سلولی (Ci) (vpm)	اسیمیلاسیون CO_2 (A) (µmol $m^{-2}s^{-1}$)	میزان تعرق (E) (mmol $m^{-2}s^{-1}$)
MCC392	control	0.988ab	1885.8b	17.7a	817.0b	24.4a	3.9bcd
MCC68	″	0.985abc	1885.3b	22.1a	775.0b	17.9a	7.4a
MCC877	″	0.982bc	1878.1bc	14.7a	862.9b	25.2a	6.2ab
MCC448	″	0.989a	1891.0a	22.7a	1024.0a	18.9a	6.2ab
MCC392	drought	0.986abc	1880.8bc	14.5a	868.7b	18.2a	2.7cd
MCC68	″	0.980c	1875.9c	14.5a	882.3b	15.2a	6.2ab
MCC877	″	0.981bc	1874.8c	16.4a	817.4b	18.3a	2.3d
MCC448	″	0.988ab	1880.1bc	22.1a	800.4b	14.4a	2.6cd

میانگین‌هایی که در هر ستون، حداقل دارای یک حرف مشترک هستند، مطابق آزمون چنددامنه‌ای دانکن اختلاف معنی‌داری ندارند ($p\leq 0.05$).
Values with the same letter within a column are not significantly different ($p\leq 0.05$).

در مرحله گیاهچه‌ای، در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها وجود نداشت، بااین حال، تنش خشکی، کاهش معنی‌داری در کارآیی PSII در ژنوتیپ‌های MCC877 و MCC448 ایجاد نمود (شکل۱-الف). در مرحله گلدهی، در شرایط تنش خشکی، ژنوتیپ MCC877 کارآیی PSII بیشتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها داشت (شکل۱-الف). در مرحله غلافدهی، بیشترین کارآیی PSII در شرایط بدون تنش در ژنوتیپ MCC392 و در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ MCC877 مشاهده شد. در این ارتباط، کارآیی PSII در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های متحمل MCC392 و MCC877 بیشتر از ژنوتیپ‌های حساس MCC68 و MCC448 بود (شکل۱-الف).

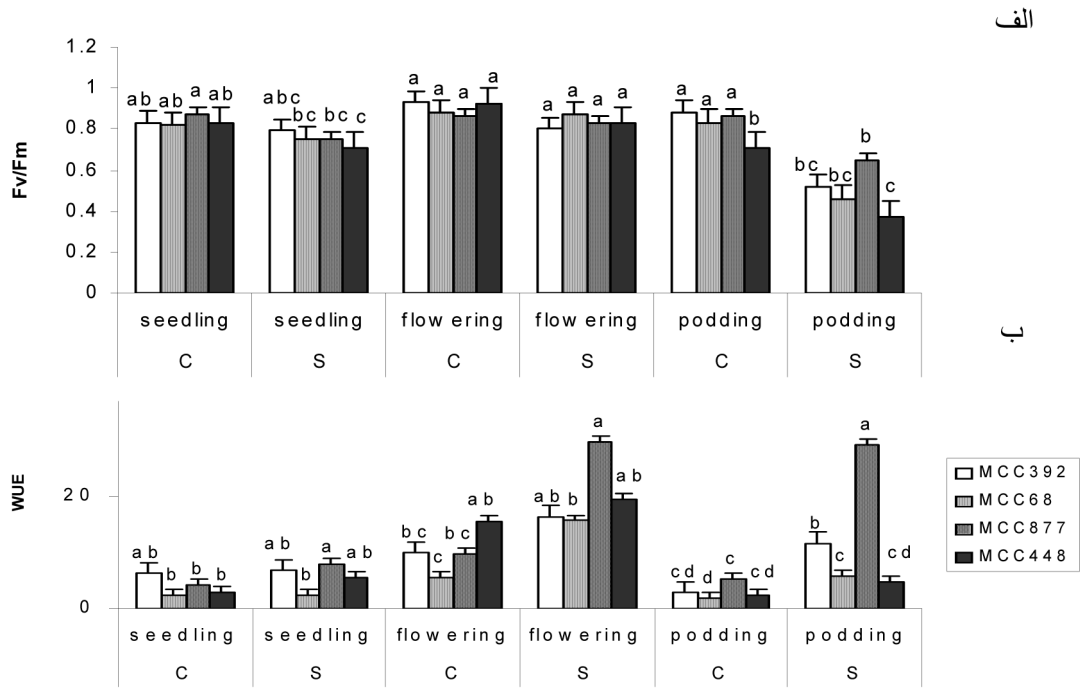
کارآیی مصرف آب(WUE)

در هر سه مرحله مورد بررسی، تنش خشکی، کارآیی مصرف آب را در همه ژنوتیپ‌ها افزایش داد (شکل۱-ب). در شرایط تنش خشکی، کارآیی مصرف آب در هر سه مرحله مورد بررسی، در ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی MCC877 و MCC392، بیشتر از ژنوتیپ‌های حساس MCC68 و MCC448 بود (شکل۱-ب). در دو مرحله گیاهچه‌ای و گلدهی، ژنوتیپ‌های MCC877 و MCC68 در شرایط تنش خشکی به‌ترتیب دارای بیشترین و کمترین میزان کارآیی مصرف آب بودند (شکل۱-ب). در مرحله غلافدهی، میزان کارآیی مصرف آب در ژنوتیپ MCC877 افزایش چشمگیری داشت و کارآیی مصرف آب، در این ژنوتیپ به‌طور معنی‌داری بیشتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود (شکل۱-ب).

سرعت انتقال الکترون(ETR)

در هر سه مرحله مورد بررسی، تنش خشکی سرعت انتقال الکترون را در همه ژنوتیپ‌ها کاهش داد (جدول‌های۲،۱و۳). در مرحله گیاهچه‌ای و در شرایط تنش خشکی، سرعت انتقال الکترون در ژنوتیپ‌های حساس، کاهش معنی‌داری نشان داد (جدول۱). در این مرحله رشد، در شرایط بدون تنش، سرعت انتقال الکترون در ژنوتیپ MCC448 به‌طور معنی‌داری بیشتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود ($P\leq$۰/۰۵) (جدول۱).

در مرحله گلدهی، در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، بیشترین و کمترین سرعت انتقال الکترون به‌ترتیب در ژنوتیپ‌های MCC448 و MCC877 مشاهده شد (جدول۲). در مرحله غلافدهی، در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، بیشترین سرعت انتقال الکترون به ژنوتیپ MCC392 اختصاص داشت ($P\leq$۰.۰۵) (جدول۳). در شرایط تنش خشکی، تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌های MCC392 و MCC877 از نظر سرعت انتقال الکترون وجود داشت ($P\leq$۰/۰۵) (جدول۳).



شکل۱- اثرات تنش خشکی بر (الف) کارآیی فتوسیستمII (Fv/Fm) و (ب) کارآیی مصرف آب (WUE) در مراحل گیاهچه‌ای، گلدهی و غلافدهی (S: تنش خشکی، C: بدون تنش، T: خطای استاندارد (SE)؛

حروف مشترک، نشان‌دهندهٔ عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها بر اساس آزمون چنددامنه‌ای دانکن در هر مرحله می‌باشد.

Fig. 1. Effects of drought stress on PSII photochemical efficiency (Fv/Fm) and water use efficiency (WUE) in the seedling, early flowering and podding stages in chickpea genotypes

S: drought stress (25%FC) and C: control (FC) conditions. Error bars are SE of means.

عملکرد کوانتومی فتوسنتز(Y)

تنش خشکی، عملکرد کوانتومی فتوسنتز را در همه مراحل مورد بررسی کاهش داد. در مرحله گیاهچه‌ای، در شرایط تنش خشکی و بدون تنش، عملکرد کوانتومی فتوسنتز در ژنوتیپ MCC448 بیشتر از سایر ژنوتیپ بود (جدول۱). در مرحله گلدهی، تنش خشکی عملکرد کوانتومی فتوسنتز را در ژنوتیپ MCC68 به‌طور معنی‌داری کاهش داد، بنابراین، این ژنوتیپ دارای کمترین عملکرد کوانتومی فتوسنتز در شرایط تنش خشکی بود (جدول۲). در مرحله غلافدهی، در شرایط بدون تنش، عملکرد کوانتومی فتوسنتز در ژنوتیپ‌های MCC392 و MCC68 به‌طور معنی‌داری بیشتر از ژنوتیپ‌های MCC448 و MCC877 بود ($P\leq$۰/۰۵) (جدول۳). عملکرد کوانتومی فتوسنتز در شرایط تنش خشکی، در ژنوتیپ MCC448 بیش از سایر ژنوتیپ‌ها کاهش یافت (جدول۳). بنابراین، عملکرد کوانتومی فتوسنتز در ژنوتیپ‌های MCC392 و MCC68 به‌طور معنی‌داری بیشتر از ژنوتیپ MCC۴۴۸ بود ($P\leq$۰/۰۵) (جدول۳). در بررسی همبستگی بین این صفات مشخص شد که همبستگی مثبت و معنی‌داری بین سرعت انتقال الکترون و عملکرد کوانتومی فتوسنتز در مراحل گیاهچه‌ای (r^2=۰/۹۹)، گلدهی (r^2=۰/۹۹) و غلافدهی (r^2=۰/۵)وجود دارد.

رنگریزه‌های فتوسنتزی

در مرحله گیاهچه‌ای، مقدار کلروفیلa و کاروتنوئید در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های MCC392، MCC68 و MCC448 کاهش و در ژنوتیپ MCC877 افزایش یافت، ولی تغییرات آن معنی‌دار نبود (شکل۲-الف و ج). مقدار کلروفیلa در ژنوتیپ MCC68 با شدت بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های دیگر کاهش یافت (شکل۲-الف). در شرایط تنش خشکی، مقدار کلروفیلb در همه ژنوتیپ‌های مورد بررسی افزایش یافت (شکل۲-ب). در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، بیشترین میزان کلروفیلb و همچنین بیشترین نسبت کلروفیل a/b به ژنوتیپ MCC448 اختصاص یافت (شکل۲-ب و د). نسبت کلروفیل *a/b* در شرایط تنش خشکی در همه ژنوتیپ‌ها کاهش یافت (شکل۲-د).

جدول ۲- مقایسه میانگین میزان تعرق، اسیمیلاسیون CO_2، غلظت CO_2 درون‌سلولی، کل کلروفیل، عملکرد فتوسنتز و سرعت انتقال الکترون در ژنوتیپ‌های نخود در شرایط تنش خشکی و بدون تنش در مرحله گلدهی در شرایط کنترل‌شده

Table 2. Mean Y (quantum yield of photosynthesis), electron transport rate (ETR), total chlorophyll content (Total Chl.), internal CO_2 concentration (C_i), CO_2 assimilation rate (A) and transpiration rate (E) in the early flowering stage of chickpea genotypes in drought and control conditions

ژنوتیپ Genotype	تیمار Treatment	عملکرد فتوسنتز (Y)	سرعت انتقال الکترون (ETR) (µmol electron $m^{-2}s^{-1}$)	کل کلروفیل (Total Chl) (mg g^{-1} F.W.)	غلظت CO_2 درون‌سلولی (Ci) (vpm)	اسیمیلاسیون CO_2 (A) (µmol $m^{-2}s^{-1}$)	میزان تعرق (E) (mmol $m^{-2}s^{-1}$)
MCC392	control	0.94ab	1806.5ab	3.7a	589.5ab	14.9b	1.5b
MCC68	″	0.96a	1810.2a	4.0a	606.7ab	13.0b	2.3a
MCC877	″	0.94ab	1794.3ab	1.8b	634.1a	25.9a	2.7a
MCC448	″	0.95ab	1821.5a	3.9a	617.6ab	15.5b	1.0bc
MCC392	drought	0.93ab	1784.0ab	1.5b	533.0ab	11.1ab	0.7cd
MCC68	″	0.91b	1806.2ab	1.8b	537.3ab	6.4b	0.4d
MCC877	″	0.92b	1745.1b	0.8b	612.4ab	16.2ab	0.6cd
MCC448	″	0.94ab	1815.3a	1.6b	524.7b	10.5ab	0.5cd

میانگین‌هایی که در هر ستون، حداقل دارای یک حرف مشترک هستند، مطابق آزمون چنددامنه‌ای دانکن اختلاف معنی‌داری ندارند ($p\leq 0.05$).
Values with the same letter within a column are not significantly different ($p\leq 0.05$).

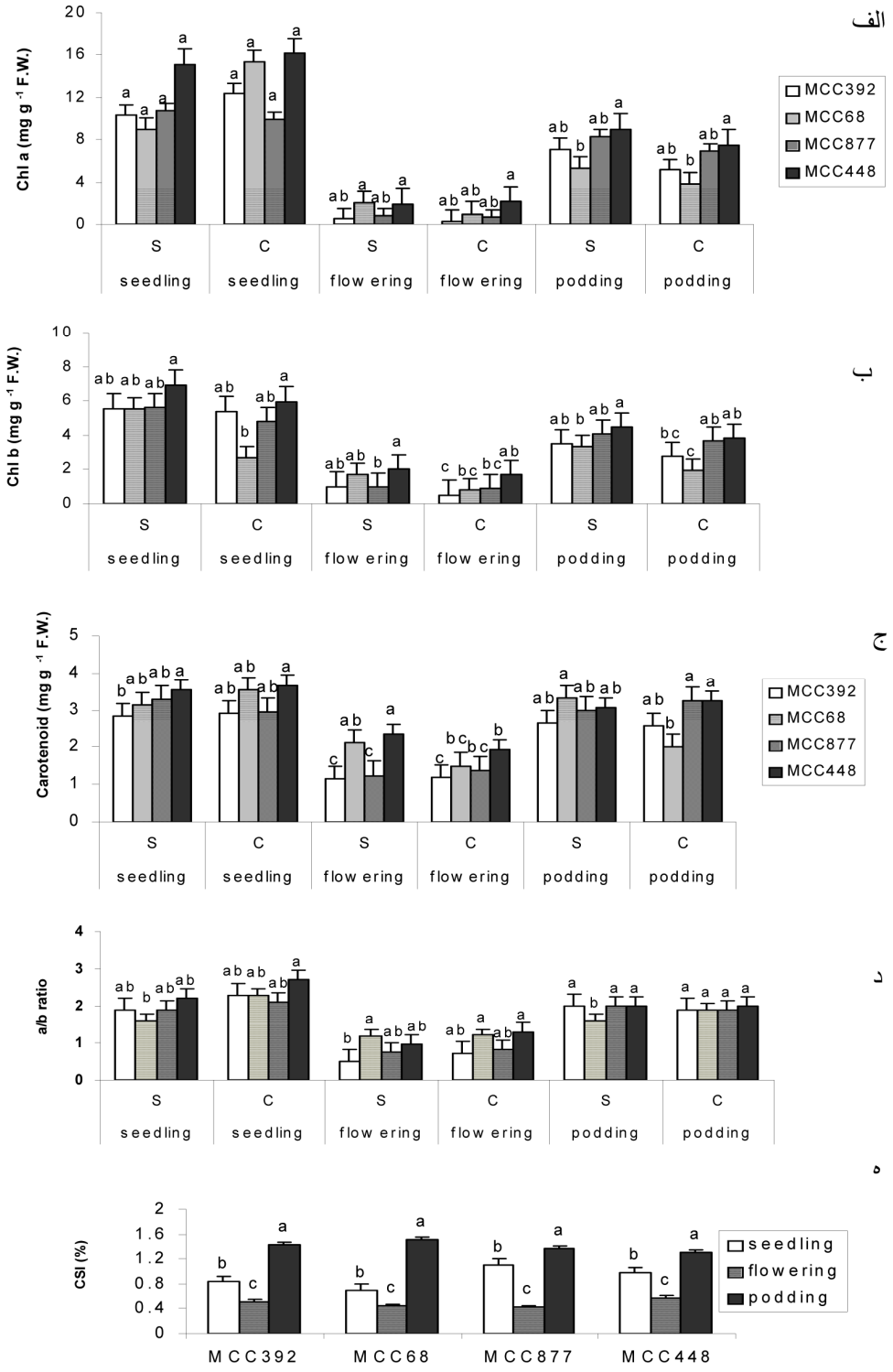
جدول۳- مقایسه میانگین میزان تعرق، اسیمیلاسیون CO_2، غلظت CO_2 درون‌سلولی، کل کلروفیل، عملکرد فتوسنتز و سرعت انتقال الکترون در ژنوتیپ‌های نخود در شرایط تنش خشکی و بدون تنش در مرحله غلافدهی در شرایط کنترل‌شده

Table 3. Mean Y (quantum yield of photosynthesis), electron transport rate (ETR), total chlorophyll content (Total Chl.), internal CO_2 concentration (C_i), CO_2 assimilation rate (A) and transpiration rate (E) in the podding stage of chickpea genotypes in drought and control conditions

ژنوتیپ Genotype	تیمار Treatment	عملکرد فتوسنتز (Y)	سرعت انتقال الکترون (ETR) (µmol electron $m^{-2}s^{-1}$)	کل کلروفیل (Total Chl) (mg g^{-1} F.W.)	غلظت CO_2 درون‌سلولی(Ci) (vpm)	اسیمیلاسیون CO_2 (A) (µmol $m^{-2}s^{-1}$)	میزان تعرق (E) (mmol $m^{-2}s^{-1}$)
MCC392	control	0.98a	1917.4a	7.9ab	450.1ab	16.7a	3.1a
MCC68	″	0.98a	1822.4ab	5.7b	439.2ab	11.5ab	5.9a
MCC877	″	0.92b	1770.6ab	10.6ab	464.3ab	15.7ab	2.9a
MCC448	″	0.92b	1758.5ab	11.3ab	580.6a	12.ab	5.8a
MCC392	drought	0.95ab	1896.3a	10.6ab	440.9ab	14.6ab	1.3b
MCC68	″	0.94ab	1810.8ab	8.6ab	515.3ab	7.5ab	1.3b
MCC877	″	0.87bc	1679.4b	12.4ab	445.3ab	14.5ab	0.5b
MCC448	″	0.85c	1731.9ab	13.5a	420.6b	6.1b	1.3b

میانگین‌هایی که در هر ستون، حداقل دارای یک حرف مشترک هستند، مطابق آزمون چنددامنه‌ای دانکن اختلاف معنی‌داری ندارند ($p\leq 0.05$).
Values with the same letter within a column are not significantly different ($p\leq 0.05$).

در مرحله گلدهی، تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر مقدار کلروفیلa نداشت (شکل۲-الف). بااین حال، در شرایط تنش خشکی، مقدار کلروفیلb در ژنوتیپ MCC448 به‌طور معنی‌داری بیشتر از ژنوتیپ MCC392 بود ($P\leq$۰/۰۵) (شکل۲-ب). در شرایط تنش خشکی، مقدار کاروتنوئید در ژنوتیپ‌های MCC392 و MCC877 کاهش و در ژنوتیپ‌های MCC68 و MCC448 افزایش یافت. ژنوتیپ MCC448 از بیشترین مقدار کاروتنوئید در شرایط تنش خشکی و بدون تنش برخوردار بود (شکل۲-ج). نسبت کلروفیلa/b در همه ژنوتیپ‌های مورد بررسی، در شرایط تنش خشکی کاهش یافت (شکل۲-د). در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، کمترین نسبت کلروفیلa/b به ژنوتیپ MCC392 اختصاص یافت (شکل۲-د).



شکل ۲- اثرات تنش خشکی بر (الف) میزان کلروفیل‌a، (ب) کلروفیل‌b، (ج) کاروتنوئید، (د) نسبت کلروفیل‌a/b و (ه) ضریب ثبات کلروفیل (CSI)، در مراحل گیاهچه‌ای، گلدهی و غلافدهی (S: تنش خشکی، C: بدون تنش، T: خطای استاندارد (SE)؛ حروف مشترک، نشان‌دهندهٔ عدم اختلاف معنی‌دار بین میانگین‌ها بر اساس آزمون چنددامنه‌ای دانکن در هر مرحله می‌باشد.

Fig. 2. Effects of drought stress on, chlorophyll *a* (mg Fresh Weight.$^{-1}$), *b* (mg Fresh Weight^{-1}), carotenoid content (mg Fresh Weight^{-1}), *a/b* ratio, and chlorophyll stability index (CSI) (%), in the seedling, early flowering and podding stages in chickpea genotypes; S: drought stress (25%FC) and C: control (FC) conditions. Error bars are SE of means.

در مرحله غلافدهی، مقدار کلروفیلa و b در همه ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش خشکی افزایش یافت (شکل۲-الف و ب). در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش، ژنوتیپ‌های MCC448 و MCC68 به‌ترتیب دارای بیشترین و کمترین مقدار کلروفیلa و b بودند (شکل۲-الف و ب). مقدار کاروتنوئید در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ MCC68 به‌طور معنی‌داری افزایش یافت ($P\leq$۰/۰۵)، ولی در سایر ژنوتیپ‌های مورد بررسی تفاوت معنی‌داری نداشت (شکل۲-ج). نسبت کلروفیلa/b در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های MCC877 و MCC392 افزایش و در ژنوتیپ MCC68 به‌طور معنی‌داری کاهش یافت ($P\leq$۰/۰۵) (شکل ۲-د). تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها از نظر نسبت کلروفیلa/b در شرایط بدون تنش وجود نداشت (شکل۲-د)، اما در شرایط تنش خشکی، نسبت کلروفیلa/b، در ژنوتیپMCC68 به‌طور معنی‌داری کمتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود. ضریب ثبات کلروفیل(CSI) در مراحل مورد بررسی متفاوت بود ($P\leq$۰/۰۵) (شکل۲-ه). مرحله غلافدهی و گلدهی به‌ترتیب دارای بیشترین و کمترین ضریب ثبات کلروفیل در شرایط تنش خشکی‌بودند. ژنوتیپ MCC877 در مرحله گیاهچه‌ای از بیشترین ضریب ثبات کلروفیل در مقایسه با سایر ژنوتیپ‌ها برخوردار بود (شکل۲-ه). بیشترین ضریب ثبات کلروفیل در مرحله گلدهی، به ژنوتیپ MCC448 و در مرحله غلافدهی به ژنوتیپ MCC68 اختصاص یافت (شکل۲-ه).

در بررسی میزان همبستگی رنگدانه‌های فتوسنتزی مشخص شد که همبستگی مثبت و بسیار معنی‌داری بین میزان کلروفیلa و b در مراحل گیاهچه‌ای (r^2=۰/۶۰)، گلدهی (r^2=۰/۷۶) و غلافدهی (r^2=۰/۲۳) وجود دارد. همچنین میزان کاروتنوئید و میزان کلروفیل کل، همبستگی مثبت و بسیار معنی‌داری در مراحل گیاهچه‌ای (r^2=۰/۷۴)، گلدهی (r^2=۰/۹۵) و غلافدهی (r^2=۰/۹۴) با یکدیگر داشتند.

در این بررسی، تنش خشکی سبب کاهش میزان تعرق و اسیمیلاسیون CO_2 در همه ژنوتیپ‌ها شد. میزان تعرق در ژنوتیپ متحمل به خشکی MCC877 در شرایط تنش خشکی بیش از سایر ژنوتیپ‌ها کاهش یافت. در شرایط تنش خشکی، ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی MCC392 و MCC877 از اسیمیلاسیون CO_2 و کارآیی استفاده از آب بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های حساس MCC68 و MCC448 برخوردار بودند. در مرحله گلدهی و غلافدهی، غلظت CO_2 درون‌برگی در ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی MCC392 و MCC877 بالاتر از ژنوتیپ‌های حساس MCC68 و MCC448 بود. بالاتربودن میزان فتوسنتز در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های متحمل نسبت به ژنوتیپ‌های حساس، منجر به کاهش اثرات تخریبی ناشی از تنش‌های ثانویه اکسیداتیو شده است (Guerfel *et al*., 2008).

کاهش غلظت CO_2 درون‌سلولی به‌دلیل بسته‌شدن روزنه‌ها و همچنین ممانعت از انجام برخی فرایندهای متابولیکی از جمله ممانعت از سنتز ATP و فعالیت آنزیم روبیسکو به‌عنوان یکی از دلایل اصلی کاهش میزان اسیمیلاسیون CO_2 در شرایط تنش خشکی مطرح است (Zlatev & Yordanov, 2004). تنش خشکی علاوه بر تغییر میزان اسیمیلاسیون CO_2 و تعرق، از طریق تخریب ساختار فتوسیستمII و افزایش میزان فلوئورسانس کلروفیل، بر عملکرد گیاه تأثیرگذار است (Dulai *et al*., 2006). در این بررسی، میزان کارآیی فتوسیستمII، سرعت انتقال الکترون و عملکرد کوانتومی فتوسنتز در شرایط تنش خشکی کاهش یافت و در مراحل گیاهچه‌ای و غلافدهی، ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی MCC392 و MCC877، از کارآیی فتوسیستمII بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های حساس MCC68 و MCC448 برخوردار بودند. کاهش سرعت انتقال الکترون و عملکرد کوانتومی فتوسنتز گیاه در شرایط تنش خشکی، ممکن است به‌دلیل تخریب سیکل کالوین، به‌تأخیرافتادن احیای کوئینون‌ها و همچنین تخریب زنجیره انتقال الکترون غشاء تیلاکوئید باشد (Tilahun & Sven, 2003). کاهش نسبت Fv/Fm در شرایط تنش خشکی می‌تواند نشان‌دهندهٔ این موضوع باشد که انتقال الکترون از فتوسیستمII به فتوسیستمI تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفته و کاهش می‌یابد (Lu & Zhang, 1998).

نتایج حاصل از بررسی‌ها مؤید این است که کمپلکس آزادکننده اکسیژن فتوسیستمII و مراکز واکنش فتوسیستمII، تحت تأثیر تنش خشکی تخریب می‌شوند. اثر تخریبی تنش خشکی بر پروتئین D_1 که در ساختمان فتوسیستمII قرار دارد نیز گزارش شده است (Reddy *et al*., 2003؛ Zlatev 2004 & Yordanov, Lu & Zhang, 1998؛). مطالعات نشان داده‌اند که ممانعت از آزادسازی O_2 که وابسته به CO_2 است و ممانعت از اسیمیلاسیون CO_2 در شرایط تنش خشکی با افزایش غلظت CO_2 محیط بهبود می‌یابد که این امر، نشان‌دهندهٔ نقش کلیدی روزنه‌ها در کاهش اسیمیلاسیون CO_2 در شرایط تنش خشکی است (Lu & Zhang, 1998؛ Tilahun & Sven , 2003). همچنین مشخص شده است که در شرایط تنش خشکی، تجمع Q_B غیراحیاء افزایش می‌یابد که‌این امر نشان‌دهندهٔ عدم انتقال الکترون از Q_A^- احیاء به Q_B است. در چنین شرایطی تجمع Q_A^- نیز افزایش می‌یابد. علت این امر هنوز کاملاً مشخص نیست، ولی ممکن است کاهش اسیمیلاسیون CO_2 در اثر بسته‌شدن روزنه‌ها در شرایط تنش

خشکی منجر به مصرف‌نشدن محصولات حاصل از زنجیره انتقال الکترون (ATP، NADPH) شده و از این طریق میزان فرودوکسین احیاء، افزایش یابد و به‌دنبال افزایش فرودوکسین احیاء، تولید رادیکال‌های فعال افزایش یافته و از این طریق، تغییر و یا تخریب پروتئین‌های غشاء تیلاکوئید صورت گیرد. بنابراین، تخریب پروتئین‌های غشاء تیلاکوئید مانع انتقال الکترون از جایگاه پذیرندهٔ فتوسیستمII می‌گردد و این امر موجب کاهش سرعت انتقال الکترون، افزایش فلوئورسانس کلروفیل و کاهش عملکرد فتوسیستمII می‌شود (Piper *et al*., 2007؛ Tilahun & Sven, 2003). دراین بررسی، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین میزان اسیمیلاسیون CO_2 و کارآیی فتوسیستمII در مراحل گیاهچه‌ای (r^2=۰/۰۹) و غلافدهی (r^2=۰/۲۶) وجود داشت ($P\leq$۰/۰۵).

کارآیی بالاتر مصرف آب، میزان فتوسنتز و کارآیی فتوسیستمII در ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی بادام‌زمینی (*Arachis hypogea*) (Reddy *et al*., 2003) و لوبیا (Ahmed *et al*., 2002) نیز گزارش شده است. گزارش شده است که کارآیی استفاده از آب می‌تواند به‌عنوان یک شاخص مناسب جهت ارزیابی میزان تحمل ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی مورد استفاده قرار گیرد (Wright & Rao, 1992). در شرایط تنش خشکی، کاهش کارآیی فتوسیستمII در بررسی‌هایی که بر روی لوبیا (Zlatev & Yordanov, 2004)، آفتاب‌گردان (Kiani *et al*., 2008) و *Aegilops* (Dulai *et al*., 2006) انجام شده، گزارش شده است.

در بررسی حاضر، میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی علاوه بر تنش خشکی، تحت تأثیر ژنوتیپ و مرحله فنولوژیک گیاه نیز قرار گرفت. میزان کلروفیل در مرحله گیاهچه‌ای بیشتر از مراحل گلدهی و غلافدهی بود که این افزایش با تخصیص بیشتر ماده و انرژی جهت رشد و نمو گیاه و افزایش رشد رویشی مطابقت دارد. در شرایط بروز تنش خشکی در مرحله گیاهچه‌ای، میزان کلروفیل گیاهچه‌ها کاهش یافت. در هر سه مرحله مورد بررسی، از نظر میزان کلروفیلa وb، تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌های حساس و متحمل به تنش خشکی مشاهده نشد. در شرایط بروز تنش خشکی در مرحله گیاهچه‌ای، کاهش میزان کلروفیل رُخ داد. تغییرات میزان رنگدانه‌ها در مرحله گلدهی، شدیدتر از مراحل گیاهچه‌ای و غلافدهی بود. کاهش شدید میزان کل کلروفیل در مرحله گلدهی نسبت به دو مرحله گیاهچه‌ای و غلافدهی ممکن است به‌دلیل اختصاص بیشتر ماده و انرژی به فرایند گلدهی و کاهش انتقال مواد مورد نیاز به برگ‌ها و در نتیجه کاهش روند رشد برگ در این مرحله از رشد باشد. با توجه به این‌که مرحله گلدهی حساسیت بالایی نسبت به تنش خشکی دارد، در این مرحله از رشد، جهت کاهش اثرات کم‌آبی، کاهشی در میزان جذب نور رخ می‌دهد، بنابراین میزان رنگدانه‌ها نیز کاهش می‌یابد. برخی از محققان علت کاهش میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی در مراحل اولیه رشد گیاه در شرایط تنش خشکی را کاهش محتوای نسبی آب برگ دانسته و افزایش میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی در مراحل بعدی رشد گیاه را به‌دلیل افزایش میزان رطوبت سطح داخلی برگ به‌دلیل لوله‌شدن برگ‌ها در نتیجه تنش خشکی ذکر کرده‌اند (Jaleel *et al*., 2009). کاهش میزان کل کلروفیل و کاروتنوئید در شرایط تنش خشکی در زیتون (*Olea europaea* L.)، *Arachis hypogea* L و لوبیا نیز گزارش شده است (Reddy *et al*., 2003 ؛ Guerfel Zlatev & Yordanov, 2004). از نظر میزان کاروتنوئیدها، ژنوتیپ MCC68 در شرایط تنش خشکی در هر سه مرحله مورد بررسی از کاروتنوئید بیشتری نسبت به ژنوتیپ MCC392 برخوردار بود. با توجه به نقش حفاظتی کاروتنوئیدها در شرایط تنش (Jaleel *et al*., 2009)، بالابودن میزان کاروتنوئیدها دراین شرایط در ژنوتیپ‌های MCC68 و MCC448 می‌تواند به‌عنوان یک پاسخ دفاعی به تنش خشکی مطرح باشد. اما با این حال، افزایش میزان کاروتنوئید در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ‌های حساس نتوانست به‌طور مؤثری اثرات تخریبی تنش خشکی را کاهش دهد و در نتیجه با وجود افزایش میزان کاروتنوئید، افزایش تخریب فتوسیستمII و کاهش کارآیی این فتوسیستم در شرایط تنش خشکی، در ژنوتیپ‌های حساس مشهود بود. بنابراین می‌توان گفت که افزایش کاروتنوئید در شرایط تنش خشکی به‌تنهایی قادر به کاهش اثرات تخریبی تنش خشکی بر فتوسیستمII نخواهد بود و احتمالاً جهت حفظ کارآیی فتوسیستمII، مکانیسم‌های دفاعی دیگری نیز مورد نیاز است.

ضریب ثبات کلروفیل در مرحله غلافدهی در همه ژنوتیپ‌های مورد بررسی و در مرحله گیاهچه‌ای در ژنوتیپ‌های MCC877 و MCC448 بیشتر از واحد بود (CSI>۱). ضریب ثبات کلروفیل بیشتر از واحد، نشان‌دهندهٔ بیشتربودن میزان کل کلروفیل در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط بدون تنش است. تغییر میزان کلروفیل کل و کاروتنوئید در شرایط تنش خشکی در پروانش (*Catharanthus roseus*) (Jaleel *et al*., 2008)، پنبه (*Gossypium hirsutum*) (Mssacci *et al*., 2008) و لوبیا (*Phaseolus vulgaris*) (Zlatev &Yordanov, 2004) گزارش شده است.

نتایج حاصل از بررسی‌ها در این آزمایش نشان داد که ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی، در شرایط تنش خشکی از کارآیی مصرف آب، میزان اسیمیلاسیون CO_2 و کارآیی فتوسیستمII بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های حساس برخوردار بودند، بنابراین شاید بتوان این صفات را به‌عنوان نشانگرهای فیزیولوژیک مناسب برای گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی نخود پیشنهاد کرد، بااین حال جهت تشخیص دقیق‌تر، بررسی سایر صفات فیزیولوژیک از جمله پتانسیل آب برگ، محتوای نسبی آب برگ، پراکسیداسیون لیپیدها و همچنین بررسی نشان‌گرهای بیوشیمیایی از قبیل میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و میزان اسمولیت‌ها، ضروری به‌نظر می‌رسد.

منابع

1. Ahmed, S., Nawata, E., Hosokawa, M., Domae, Y., and Sakuratani, T. 2002. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to water logging. Plant Science 163: 117-123.
2. Bagheri, A., Nezami, A., Ganjeali, A., and Parsa, M. 1997. The Chickpea. Mashhad Jahad Daneshgahi Publishers (In Persian).
3. Bayoumi, T.Y., Eid, M., and Metwali, E.M. 2008. Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes. African Journal of Biotechnology 7: 2341-2352.
4. Dulai, S., Molnár, I., Prónay, J., Csernák, Á., Tarnai, R., and Molnár-Láng, M. 2006. Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originating from dry habitats. Acta Biologica Szegediensis 50: 11-17.
5. Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita D., and Basra, S.M.A. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development 29: 185-212.
6. Ganjeali, A., Bagheri, A., and Porsa, H. 2009. Evaluation of Chickpea (*Cicer arietinum* L.) germplasm for drought resistance. Iranian Journal of Field Crops Research 6: 295-303. (In Persian with English Summary).
7. Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Cha, W., and Zarrouk, M. 2008. Impacts of water stress on gas exchange, water elations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. Scientia Horticulturae 1: 1-7.
8. Gunes, A., Cicek, N., Inal, A., Alpaslan, M., Eraslan, F., Guneri E., and Guzelordu, T. 2006. Genotypic response of chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars to drought stress implemented at pre-and post anthesis stages and its relations with nutrient uptake and efficiency. Plant Soil Environment 52: 868-876.
9. Jaleel, C.A, Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H.J., Somasundaram, R., and Panneerselvam, R. 2009. Drought stress plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. International Journal of Agriculture and Biology 11: 100-105.
10. Jaleel, C.A., Manivannan, P., Lakshmanan, G.M.A., Gomathinayagam, M., and Panneerselvam, R. 2008. Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits, Colloids and Surfaces B. Biointerfaces 61: 298-303.
11. Kiani, S.P., Maury, P., Sarrafi, A., and Grieu, P. 2008. QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. Plant Science 175: 565-573.
12. Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membrane. Methodes in Enzymology 148: 350-382.
13. Lu, C., and Zhang, J. 1998. Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibitation in wheat plants. Australian Journal of Plant Physiology 25: 883-889.
14. Maxwell, K., and Giles, N.J. 2000. Chlorophyll fluorescence- a practical guide. Journal of Experimental Botany 51: 659-668.
15. Mssacci, A., Nabiev, S.M., Pietrosanti, L., Nematov, S.K., Chernikova, T.N., Thor, K., and Leipner, J. 2008. Response of photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiology and Biochemistry 46: 189-195.
16. Nunes, C., Ara´ ujo, S., da Silva, J.M., Salema Fevereiro, M., and da Silva, A. 2008. Physiological responses of the legume model *Medicago truncatula* cv.Jem along to water deficit. Environmental and Experimental Botany 63: 289-296.
17. Parameshwarappa, S.G., and Salimath, P.M. 2008. Field screening of chickpea genotypes for drought resistance. Karnataka Journal of Agriculture Science 21: 113-114.

18. Piper, F.I., Corcuera, L.J., Alberdi, M., and Lusk, C. 2007. Differential photosynthetic and survival responses to soil drought in two evergreen *Nothofagus* species. Annals of Forest Science 64: 447-452.
19. Reddy, T.Y., Reddy, V.R., and Anbumozhi, V. 2003. Physiological responses of groundnut (*Arachis hypogea* L.) to drought stress and its amelioration: a critical review. Plant Growth Regulation 41: 75-88.
20. Sairam, R.K., Deshmukh, P.S., and Shukla, D.S. 1997. Tolerance of drought and temperature stress in relation to increased antioxidant enzyme activity in wheat. Journal of Agronomy and Crop Science 178: 171.
21. Tilahun, A., and Sven, S. 2003. Mechanisms of drought resistance in grain: PSII stomatal regulation and root growth. Ethiopian Journal of Science 26: 137-144.
22. Toker, C., and Çagirgan, M. 1998. Assessment of response to drought stress of chickpea (*Cicer arietinum* L.) lines under rainfed conditions. Turkish Journal of Agriculture and Forestry 22: 615-621.
23. Wright, G.C., and Rao, R.C.N. 1992, Genetic variations in water use efficiency in groundnuts. In: S.N. Nigam (Ed.). Groundnut–A Global Perspective. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics p. 460-475.
24. Zlatev, Z.S., and Yordanov, I.T. 2004. Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. Bulgarian Journal of Plant Physiology 30: 3-18.

Iranian Journal of Pulses Research
Vol. 4, No. 2, 2013, p. 87-98

Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photosynthetic pigments in chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes

Rahbarian[1*], R., Khavari Nejad[2], R., Ganjeali[3], A., Bagheri[4], A. & Najafi[5], F.

1. Contribution of PayameNoor University, Department of Biology, Iran
2. Department of Biology, Tarbiat Moalem University, Tehran, Iran; ra_khavarinejad@yahoo.com
3. Department of Biology, College of Sciences, Ferdowsi University of Mashhad, Iran; ganjeali@um.ac.ir
4. Department of Biotechnology, College of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Iran; abagheri@um.ac.ir
5. Department of Biology, Tarbiat Moalem University, Tehran, Iran; f_najafi@yahoo.com

Received: 24 October 2010
Accepted: 9 March 2011

Abstract

In order to evaluate of physiological traits, related to drought tolerance, an experiment was carried out in controlled condition. The experiment was conducted to assess the effect of drought stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photosynthetic pigments in two tolerant genotypes (MCC392 & MCC877) and two susceptible genotypes (MCC68 & MCC448) were grown in drought stress (25% field capacity) and control (field capacity) conditions in the seedling, early flowering and podding stages and so evaluated base on factorial experiment based on completely randomized design with four replications. Drought stress significantly decreased CO_2 assimilation rate (A), transpiration rate (E), and PSII photochemical efficiency (Fv/Fm) in all genotypes. Drought stress increased chl *b* in all investigated stages. In all investigated stages, water use efficiency (WUE), A and Fv/Fm were higher in tolerant genotypes than that of susceptible genotypes under drought stress. Our results indicated that water use efficiency, A and Fv/Fm could be useful markers in the studies of tolerance to drought stress and screening of adapted cultivars of chickpea under drought stress.

Key words: Chickpea (*Cicer arietinum* L.), Chlorophyll fluorescence, CO_2 assimilation rate, Drought stress, Photosynthetic pigments

* **Corresponding Author:** ra_rahbarian@yahoo.com, Mobile: 09153518157