

بررسی تغییرات روابط آبی، تنظیم اسمزی و سبزمانی ژنوتیپ‌های مختلف سورگوم در تنش خشکی پس از گلدهی

سپیده سنجرى^۱، رضا شیرزادیان خرم‌آباد^۱، زهرا سادات شبّر^۲ و مریم شهبازی^{۳، ۴*}

^۱ گروه بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران، ^۲ گروه زیست‌شناسی سیستم‌ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران، ^۳ دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران، ^۴ گروه فیزیولوژی مولکولی، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۰۹/۱۸، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۶/۱۱/۱۰)

چکیده

به منظور بررسی اثر تنش خشکی پس از گلدهی بر روابط آبی، تنظیم اسمزی و سبزمانی ژنوتیپ‌های سورگوم و ارتباط آن‌ها با عملکرد دانه، آزمایشی به صورت اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج در سال ۱۳۹۴ به اجرا درآمد. عامل اصلی سه تیمار آبی شامل شاهد (آبیاری پس از ۶۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A)، تنش ملایم (آبیاری معمول تا زمان ۵۰٪ گلدهی و پس از آن، اعمال آبیاری پس از ۱۲۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A)، تنش شدید (آبیاری معمول تا زمان ۵۰٪ گلدهی و قطع کامل آبیاری پس از آن) بود و پنج ژنوتیپ سورگوم (کیمیا، سپیده، KGS15، KGS23 و KGS32) به عنوان عامل فرعی در نظر گرفته شدند. نمونه برداری‌ها در زمان ۱۴، ۲۱ و ۲۸ روز پس از گلدهی صورت گرفت. نتایج نشان داد که تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار محتوای نسبی آب برگ، افزایش دمای کانوپی و میزان تنظیم اسمزی در ژنوتیپ‌های مورد بررسی شد ($P < 0.01$). ژنوتیپ‌های کیمیا و KGS23 براساس عملکرد دانه، شاخص‌های تحمل به خشکی، محتوای نسبی آب برگ و تنظیم اسمزی به عنوان متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی آخر فصل شناخته شدند. علاوه بر آن، ژنوتیپ KGS23 قابلیت سبزمانی بالاتری نیز از خود نشان داد. نتایج بررسی صفات، همبستگی مثبت و معنی‌داری ($P < 0.01$) بین عملکرد دانه با محتوای نسبی آب برگ، وزن هزار دانه، میزان کلروفیل و همبستگی منفی و معنی‌داری ($P < 0.01$) با دمای کانوپی نشان داد. نتایج این بررسی نشان داد که علاوه بر اهمیت روابط آبی و تنظیم اسمزی، سبزمانی یکی از مهمترین فرایندهای مرتبط با حفظ عملکرد در شرایط تنش خشکی آخر فصل در ژنوتیپ‌های متحمل سورگوم می‌باشد.

کلمات کلیدی: دمای کانوپی، شاخص‌های تحمل به خشکی، عملکرد دانه، کلروفیل، محتوای نسبی آب برگ

مقدمه

(Nguyen, 2006). افزایش روز افزون جمعیت جهان و تقاضای جهانی برای تولید غلات از یک سو (Rosegrant and Cline, 2003) و تغییرات اقلیمی جهان مانند افزایش تنش خشکی از

خشکی یکی از مهمترین تنش‌های غیر زنده است که رشد و عملکرد گیاهان زراعی را محدود می‌سازد (Valliyodan and

* نویسنده مسؤول، نشانی پست الکترونیکی: maryam.shahbazi@gau.ac.ir

دی اکسیدکربن (Hnilicka et al., 2008) می شود. از سوی دیگر، افزایش درجه حرارت برگ را در پی خواهد داشت (Matuz et al., 2008). گزارش شده است که ارقامی از گندم با دمای کانوپی کمتر در شرایط تنش رطوبتی، تحمل بیشتری به تنش خشکی داشتند (Balota et al., 2007).

تنش خشکی بر فتوستتوز و رنگدانه های فتوستتزی نیز تأثیر به سزایی می گذارد (Wahid et al., 2005). کاهش میزان فتوستتوز در ذرت تحت تنش خشکی در مقایسه با شاهد گزارش شده است (Anjum et al., 2011). وقوع خشکی در زمان پر شدن دانه، پیری برگ را تسریع می کند که منجر به مرگ زودرس گیاه می شود (Rosenow and Clark, 1982). در سورگوم، ژنوتیپ های متحمل به تنش خشکی پس از گلدهی، به دلیل حفظ کلروفیل خود نسبت به ژنوتیپ های حساس، مدت زمان بیشتری قادر به فتوستتوز تحت شرایط خشکی هستند، از این رو به تیپ سبزمان (Stay-green) معروف هستند (Cha et al., 2002; Thomas and Howarth, 2000). سازگاری به تنش خشکی پس از گلدهی در سورگوم، با فنوتیپ سبزمانی همبستگی دارد (Sabadin et al., 2012). علاوه بر سورگوم (Borrell and Douglas, 1997)، در سایر غلات نظیر گندم (Bogard et al., 2011)، ذرت (Zheng et al., 2009) و برنج (Hoang and Kobata, 2009)، در شرایط تنش خشکی پس از گلدهی، سبزمانی منجر به افزایش محصول شده است. سبزمانی و تنظیم اسمزی (Osmotic adjustment) همبستگی مثبت و معنی داری با عملکرد دانه دارند (Jongdee et al., 2006; Cattivelli et al., 2008).

تنظیم اسمزی یکی از اجزای مهم سازوکار تحمل به خشکی می باشد (Zhang et al., 1999) که تجمع فعال مواد محلول در سلول ها، در پاسخ به کاهش پتانسیل آبی صورت می گیرد (Daneshmand et al., 2010). گیاهان در تنش های محیطی مختلف، مواد محلول آلی با وزن مولکولی کم را تجمع می دهند که عموماً مواد محلول سازگار نامیده می شوند و شامل آمینو اسیدها، بتائین ها و قندها می باشند. علاوه بر مواد آلی، برخی مواد محلول غیر آلی نیز سهم قابل توجهی در تنظیم

سوی دیگر موجب شده است که توانایی سازگاری گیاهان و تولید محصول تحت چنین شرایط محیطی بسیار مورد توجه قرار گیرد (Dalal et al., 2012). سورگوم (*Sorghum bicolor* Moench) یکی از گیاهان پر اهمیت در این زمینه است. سورگوم چهارمین غله مهم جهان بعد از گندم، برنج و ذرت می باشد (FAO, 2009). سورگوم متعلق به تیره Poaceae، زیر تیره Panicoideae بوده و به دلیل تکامل در آفریقا در شرایط با بارش کم و نامنظم، به عنوان مدل برای مطالعات سازوکارهای ژنتیکی و فیزیولوژی تحمل به خشکی در گونه های غلات محسوب می شود (Kapanigowda et al., 2012). در سورگوم تنش خشکی قبل از گلدهی (Pre-flowering) بر بیوماس، اندازه پانیکول، تعداد دانه و عملکرد تأثیر می گذارد (Sanchez et al., 2002)، درحالی که تنش خشکی بعد از گلدهی (Post-flowering) موجب پیری زودرس ساقه و برگ، و کاهش اندازه دانه می شود (Borrell et al., 1977). هر چند به طور کلی سورگوم در مقایسه با دیگر محصولات زراعی مقاوم به خشکی است، اما تنش خشکی قبل و بعد از گلدهی به طور قابل توجهی عملکرد دانه آن را کاهش می دهد (Mutava et al., 2011). نرخ فتوستتوز برگ، افزایش زنده مانگی گرده، بهبود خروج پانیکول و دمای کانوپی کمتر در تحمل به خشکی قبل از گلدهی و عمق ریشه، سبزمانی، افزایش نرخ پرشدگی دانه و دوره زمانی پر شدن دانه طولانی تر در تحمل به خشکی پس از گلدهی نقش مهمی دارند (Harris et al., 2007; Lawlor and Cornic, 2002).

تنش خشکی موجب کاهش محتوای نسبی آب برگ (Relative Water Content) می شود، اما به طور معمول، ژنوتیپ های دارای محتوای نسبی آب برگ بالاتر در شرایط تنش خشکی، ژنوتیپ های متحمل تری نسبت به تنش خشکی محسوب می شوند (Sairam and Srivastava, 2002; Reddy et al., 2003; Pask et al., 2012; Eppel et al., 2013). همچنین مشخص شده است که کاهش محتوای آب نسبی برگ در اثر تنش خشکی، بسته شدن روزنه ها را تحریک کرده (Cornic, 2000) و بسته شدن روزنه ها موجب کاهش تعرق و جذب

اسمزی سلول‌های گیاه را تشکیل می‌دهند (Bajji et al., 2001). تنظیم اسمزی به‌عنوان یک سازوکار مؤثر در تحمل به خشکی در گیاهان زراعی با اثر مثبت و مستقیم یا غیر مستقیم بر تولیدات گیاهانی که در شرایط تنش خشکی رشد می‌کنند، شناخته شده است (Sa'ñchez et al., 2004; Hamidou et al., 2007). هرچند که مطالعات نشان داده‌اند که ژنوتیپ‌های گندم (Gonzalez et al., 1999; Blum et al., 1995; Morgan, 1999)، جو (Ludlow et al., 1999; Gonzalez et al., 2008) و سورگوم (Santamaria et al., 1990; 1999) با توانایی تنظیم اسمزی، عملکرد بیشتری تولید می‌کنند، اما برخی پژوهشگران پیشنهاد کرده‌اند که تنظیم اسمزی نتیجه کاهش رشد القا شده تحت خشکی است (Munns, 1988) و بعضی مطالعات گزارش کرده‌اند که تنظیم اسمزی تنها در شرایط تنش خشکی شدید که بقای گیاه به‌خطر افتاده و عملکرد به‌شدت کاهش یافته است، عمل می‌کند (Serraj and Sinclair, 2002). به‌این ترتیب به‌نظر می‌رسد که سودمندی تنظیم اسمزی به‌عنوان سازوکار تحمل به خشکی هنوز جای بحث و بررسی دارد (Sa'ñchez et al., 2004).

لذا هدف از انجام این پژوهش ارزیابی تحمل به خشکی لاین‌های امیدبخش، بررسی روند روابط آبی و تنظیم اسمزی در ژنوتیپ‌های مختلف سورگوم در شرایط تنش خشکی آخر فصل و ارتباط آن‌ها با عملکرد دانه و مطالعه رابطه سبزمانی برگ و میزان تحمل به تنش خشکی آخر فصل در ژنوتیپ‌های مختلف سورگوم بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال ۱۳۹۴ در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج با طول جغرافیایی ۳۵ درجه و ۵۹ دقیقه شمالی و عرض جغرافیایی ۵۰ درجه و ۷۵ دقیقه شرقی به‌صورت اسپلینت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار به اجرا درآمد. در این پژوهش، عامل اصلی شامل سه تیمار آبی بود: شاهد به شکل آبیاری پس از ۶۰ میلیمتر تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A، تنش ملایم: به

صورت ادامه آبیاری معمول تا زمان ۵۰٪ گلدهی و اعمال آبیاری پس از ۱۲۰ میلیمتر تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A پس از ۵۰٪ گلدهی تا زمان برداشت، تنش شدید: به شکل آبیاری معمول تا زمان ۵۰٪ گلدهی و قطع کامل آبیاری پس از ۵۰٪ گلدهی بود. پنج ژنوتیپ سورگوم شامل: کیمیا، سپیده، KGS15، KGS23 و KGS32 به‌عنوان عامل فرعی مورد مطالعه قرار گرفتند. خاک محل آزمایش دارای بافت رسی-شنی، هدایت الکتریکی ۰/۷۵ دسی زیمنس بر متر و pH برابر ۷/۵ بود. هر کرت آزمایشی شامل شش خط به طول ۵ متر با فاصله ۶۰ سانتی‌متر و فاصله بوته‌ها روی خط ۸ سانتی‌متر بود. نتایج آزمون خاک در جدول ۱ آورده شده است و براساس آزمون خاک، کود آمونیوم فسفات ۲۵۰ کیلوگرم در هکتار و اوره ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار در زمان کاشت و ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار اوره به عنوان سرک در زمانی که ارتفاع بوته‌ها به حدود ۳۵ سانتی‌متر رسید، داده شد.

نمونه برداری پس از اعمال تنش‌های آبی ۱۴، ۲۱ و ۲۸ روز پس از ۵۰٪ گلدهی صورت گرفت. نمونه برداری‌ها از برگ پرچم (۷ عدد در هر تکرار) در ساعت ۹ صبح انجام شد. ابتدا و انتهای برگ پرچم بریده شد و بافت میانی به دو نیم تقسیم گردید و برای سنجش محتوای نسبی آب برگ و تنظیم اسمزی مورد استفاده قرار گرفت.

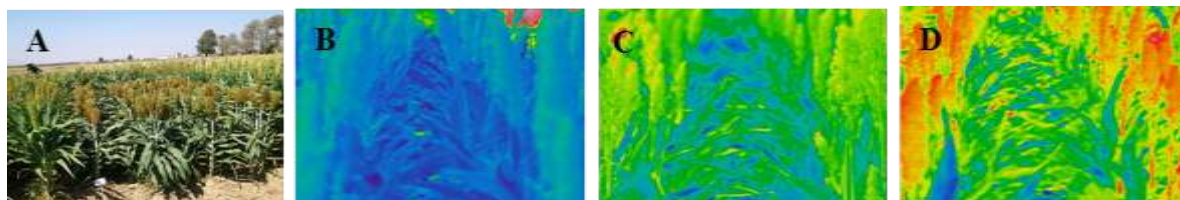
برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ، وزن تازه، وزن آماس و وزن خشک برگ اندازه‌گیری و درصد محتوای نسبی آب با استفاده از معادله (۱) محاسبه گردید (Pask et al., 2012):

$$(1) \quad \text{محتوای نسبی آب برگ (\%)} = \frac{[(\text{وزن تازه برگ}) - (\text{وزن خشک برگ})] \times 100}{(\text{وزن خشک برگ})}$$

تنظیم اسمزی: نمونه‌های آماس یافته در دمای ۴ درجه سانتیگراد و ۸۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شدند و عصاره سلولی خارج شده با استفاده از دستگاه اسمومتر (مدل-Wescor 5520) بر حسب میلی‌مول بر کیلوگرم خوانده شد. با استفاده از فرمول وانت هوف (۲) مقدار پتانسیل اسمزی برگ بر حسب مگاپاسکال محاسبه گردید (Nobel, 1991).

جدول ۱- نتایج آزمون نمونه خاک مزرعه

عنوان نمونه	درصد ازت کل (%N)	پتاسیم قابل استفاده (ppm)	فسفر قابل استفاده (ppm)
خاک	۰/۱۳	۲۳۴/۶	۱۲/۵
دامنه مطلوب	>۰/۳	۱۵۰-۲۲۰	۱۵-۲۰



شکل ۱- نمونه‌ای از عکس مزرعه و عکس‌های دوربین حرارتی مادون قرمز مزرعه سورگوم: مزرعه (A)، عکس دوربین حرارتی در شرایط شاهد (B)، عکس دوربین حرارتی در تنش خشکی ملایم (C) و عکس دوربین حرارتی در تنش خشکی شدید (D)

۱۰۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۱۰ دقیقه سانتیفریور شدند. سپس ۲۵۰ میکرولیتر از مایع رویی را با ۷۵۰ ماکرولیتر استون ۸۰٪ درون کووت ریخته و در مقابل شاهد (Blank) که یک میلی لیتر استون ۸۰٪ بود، جذب نمونه‌ها در طول موج‌های ۶۴۵ و ۶۶۳ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر خوانده شد. غلظت کلروفیل a، b و کل براساس روابط ۴-۶ (بر حسب میلی گرم بر گرم وزن تازه برگ) به دست آمد (Arnon, 1949):

$$\text{حجم نهایی نمونه } (A_{645}) - \frac{2}{69} (A_{663}) = 12/7 \text{ کلروفیل a} \quad (4)$$

وزن تر $\times 1000$ / استخراج شده $\times$

$$\text{حجم نهایی نمونه } (A_{645}) - \frac{4}{69} (A_{663}) = 22/9 \text{ کلروفیل b} \quad (5)$$

وزن تر $\times 1000$ / استخراج شده $\times$

$$\text{حجم نهایی نمونه } (A_{645}) + \frac{8}{2} (A_{663}) = 20/2 \text{ کلروفیل کل} \quad (6)$$

وزن تر $\times 1000$ / استخراج شده $\times$

عملکرد و شاخص‌های کمی تحمل به خشکی: پس از رسیدگی فیزیولوژیک، گیاهان هر کرت با حذف اثر حاشیه برداشت و سپس وزن هزار دانه و عملکرد دانه اندازه‌گیری شد. همچنین با استفاده از عملکرد دانه در شرایط نرمال و تنش، شاخص‌های کمی تحمل به خشکی با استفاده از روابط مربوطه به شرح زیر محاسبه شدند:

میانگین بهره‌وری (Mean Productivity; MP) و شاخص تحمل (Tolerance Index; TOL) براساس روش Rosielle و Hamblin (۱۹۸۱) و طبق معادلات ۷ و ۸ محاسبه شدند:

$$\Psi = -MIRT \quad (2)$$

که در آن Ψ : پتانسیل اسمزی (برحسب مگاپاسکال)، M: مولاریته محلول (بر حسب میلی مول بر کیلوگرم)، I: ضریب یونیزاسیون (۱ در نظر گرفته می‌شود)، R: ثابت عمومی گازها (برابر با ۰/۰۸۳۱۴)، T: دما (بر حسب درجه کلین ۲۷۳+)

می‌باشد.

میزان تنظیم اسمزی در گیاه از اختلاف پتانسیل اسمزی برگ‌های گیاهان شاهد و تحت تنش در شرایط آماس کامل با استفاده از فرمول ۳ محاسبه شد (Blum, 1989):

$$OA = \Psi S_{c100} - \Psi S_{s100} \quad (3)$$

OA: مقدار تنظیم اسمزی، ΨS_{c100} : مقدار پتانسیل اسمزی گیاه شاهد در صد در صد آماس، ΨS_{s100} : مقدار پتانسیل اسمزی گیاه تحت تنش در صد در صد آماس

سنجش دمای کانوپی: با استفاده از دوربین حرارتی مادون قرمز (Infrared Thermal Imager) مدل IVN 770-P بین ساعات ۱۲ الی ۱۳ ظهر که بیشترین تشعشع خورشید وجود دارد، از هر کرت عکس تهیه شد و سپس عکس‌ها با نرم‌افزار دوربین مورد ارزیابی قرار گرفتند و دمای کانوپی برحسب درجه سانتیگراد برای هر کرت ثبت شد (شکل ۱).

اندازه‌گیری کلروفیل برگ: ابتدا مقدار ۰/۱ گرم برگ پرچم تازه به همراه ۳ میلی لیتر استون ۸۰٪ (v/v) در هاون چینی کاملاً سائیده شد. نمونه‌ها در دمای ۴ درجه سانتیگراد و

تنش خشکی ملایم و شدید موجب کاهش محتوای آب نسبی برگ نسبت به تیمار شاهد گردید و اما بیشترین کاهش در محتوای نسبی آب برگ در زمان ۲۸ روز پس از گلدهی در تیمار تنش خشکی شدید نسبت به تیمار کنترل بود (جدول ۳). بررسی روند تغییر محتوای نسبی آب برگ در هر سه تیمار آبیاری نشان داد که در تنش خشکی شدید با گذشت زمان، کاهش شدیدتری در محتوای نسبی آب برگ در کلیه ژنوتیپ‌ها مشاهده شد و کمترین محتوای نسبی آب برگ ۲۸ روز پس از گلدهی در ژنوتیپ‌های سپیده و KGS32 به ترتیب به میزان ۵۵/۹۱ و ۶۲/۰۵ درصد و در همین مرحله بیشترین محتوای نسبی آب برگ در ژنوتیپ‌های کیمیا و KGS23 به ترتیب به میزان ۷۵/۹۱ و ۷۱/۹۸ درصد بود (شکل ۲).

کاهش محتوای نسبی آب برگ در شرایط تنش خشکی، در مطالعات بسیاری گزارش شده است (Sairam and Srivastava, 2002; Reddy et al., 2003; Eppel et al., 2013). از این‌رو، ژنوتیپی با توانایی کاهش شدت تنش از طریق نگهداری فشار تورژوسانس در برگ‌ها در شرایط تنش مزایای فیزیولوژیکی خواهد داشت (به‌عنوان مثال، ممکن است اجازه دهد فرآیندهای مرتبط با آماس مانند رشد، فعالیت روزنه به منظور حفاظت و نگهداری از فتوسیسستم ادامه یابند). لذا ژنوتیپ‌های دارای آب نسبی برگ بالاتر در شرایط تنش خشکی مطلوب‌تر خواهند بود (Sairam and Srivastava, 2012; Pask et al., 2002).

دمای کانوپی: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که در هر سه مرحله نمونه برداری تیمار تنش آبی اثر معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد بر دمای کانوپی داشت، با این حال ژنوتیپ‌ها فقط در مرحله ۱۴ روز پس از گلدهی با هم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد داشتند ولی اثر متقابل تیمار آبی و ژنوتیپ بر صفت دمای کانوپی تأثیر معنی‌داری ایجاد نکرد (جدول ۲).

تنش خشکی ملایم و شدید هر دو موجب افزایش دمای کانوپی در کلیه ژنوتیپ‌ها گردید و مقایسه میانگین اثر تیمار آبی بر دمای کانوپی در هر سه زمان نمونه‌برداری در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار شد (جدول ۳). بیشترین دمای

$$TOL = Y_p - Y_s \quad (۷)$$

$$MP = (Y_p + Y_s)/2 \quad (۸)$$

میانگین هندسی بهره‌وری (Geometric Mean Productivity;)
Stress Tolerance Index;) و شاخص تحمل تنش ()
STI براساس روش Fernandez (۱۹۹۲) و طبق معادلات ۹ و ۱۰ محاسبه شدند:

$$GMP = (Y_p \times Y_s)^{1/2} \quad (۹)$$

$$STI = (Y_p \times Y_s)/Y_p^2 \quad (۱۰)$$

میانگین هارمونیک (HARM) براساس روش ایزانلو و همکاران (۱۳۸۱) و طبق معادل ۱۱ محاسبه گردید:

$$HARM = 2 (Y_p \times Y_s)/(Y_p + Y_s) \quad (۱۱)$$

شاخص حساسیت به تنش (Stress Susceptibility Index;)
SSI براساس روش Maurer و Fischer (۱۹۷۸) و طبق معادل ۱۲ محاسبه گردید:

$$SSI = [1 - (Y_s/Y_p)]/SI \quad (۱۲)$$

شدت تنش (Stress Index; SI) طبق معادل ۱۳ محاسبه گردید:

$$SI = 1 - (Y_s/Y_p) \quad (۱۳)$$

Y_p : عملکرد هر ژنوتیپ در محیط بدون تنش، Y_s : عملکرد هر ژنوتیپ در محیط تنش، Y_p : میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در محیط بدون تنش، Y_s : میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در محیط تنش

تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS (Ver 9.1) صورت گرفت و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون چند دامنه‌ای دانکن انجام شد. نقشه حرارتی (Heat map) همبستگی میان صفات توسط MetaboAnalyst ترسیم شد.

نتایج و بحث

محتوای نسبی آب برگ: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تیمار آبی بر محتوای نسبی آب برگ در ۱۴ روز پس از گلدهی در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار شد و همچنین، اثر این تیمار در زمان‌های ۲۱ و ۲۸ روز پس از گلدهی نیز در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. اثر ژنوتیپ در کلیه زمان‌های نمونه برداری در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). تقریباً در هر سه زمان نمونه برداری تیمارهای

جدول ۲- تجزیه واریانس صفات مورد بررسی ژنوتیپ‌های سورگوم در شرایط شاهد، تنش خشکی ملایم و تنش خشکی شدید

میانگین مربعات (MS)							
درجه آزادی	کلروفیل	دمای کانویی	دمای کانویی	دمای کانویی	محتوای نسبی آب برگ	محتوای نسبی آب برگ	محتوای نسبی آب برگ
۱۴ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی	۱۴ روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی	۱۴ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی
۲	۰/۰۰۰۰۴**	۴/۹۱**	۱۰/۹۳**	۲/۰۸**	۲۹/۷۲**	۱/۶۸**	۲۷/۵۴*
۲	۰/۰۰۰۰۱**	۲۰۵/۲۲**	۸۳/۲۲**	۵۵/۸۵**	۹۹۹/۱۲**	۹۶/۲۷**	۲۳/۶۲*
۴	۰/۰۰۰۰۱	۶/۶۴	۱/۹۷	۱/۸۹	۴/۹۸	۳/۰۴	۳/۹۲
۴	۰/۰۰۰۰۷**	۰/۸۲**	۰/۷۷**	۰/۸۲*	۲۸۱/۶۹**	۱۶۹/۳۹**	۱۸۶/۰**
۸	۰/۰۰۰۰۵**	۰/۲۳**	۰/۲۸**	۰/۳۹**	۲۷/۵۰**	۹/۶۸**	۸/۰۷**
۲۴	۰/۰۰۰۰۵	۰/۵۷	۰/۳۹	۰/۲۸	۳۷/۷۳	۷/۹۸	۵/۲۹
ضریب تغییرات (%C.V)	۱۵/۲۷	۲/۵۶	۲/۱۸	۱/۷۹	۸/۱۰	۳/۴۸	۲/۷۳

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

ادامه جدول ۲-

میانگین مربعات (MS)							
درجه آزادی	کلروفیل b	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کلروفیل کل	کلروفیل b	کلروفیل a
۲۸ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی	۱۴ روز پس از گلدهی	۱۴ روز پس از گلدهی	۱۴ روز پس از گلدهی
۲	۰/۰۰۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۸ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۷ ^{ns}
۲	۰/۰۰۰۰۲**	۰/۰۰۰۰۱۳**	۰/۰۰۰۰۱۳**	۰/۰۰۰۰۲**	۰/۰۰۰۰۳**	۰/۰۰۰۰۲۳ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۹ ^{ns}
۴	۰/۰۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۲۵	۰/۰۰۰۰۰۸
۴	۰/۰۰۰۰۰۵**	۰/۰۰۰۰۰۶**	۰/۰۰۰۰۰۱۱**	۰/۰۰۰۰۰۳**	۰/۰۰۰۰۰۳**	۰/۰۰۰۰۲۵**	۰/۰۰۰۰۰۷**
۸	۰/۰۰۰۰۰۰۵**	۰/۰۰۰۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۲*	۰/۰۰۰۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۶*	۰/۰۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۵ ^{ns}
۲۴	۰/۰۰۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۰۹	۰/۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۰۶
ضریب تغییرات (%C.V)	۹/۲۳	۱۸/۳۳	۱۱/۱۸	۱۰/۹۱	۱۱/۰۶	۱۵/۴۰	۱۶/۵۸

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

کانوپی در همه زمان‌های نمونه برداری در ژنوتیپ سپیده مشاهده شد ولی اختلاف معنی داری در بین ژنوتیپ‌ها روی دمای کانوپی در ۲۸ روز پس از گلدهی بر دمای کانوپی مشاهده نشد (جدول ۳ و شکل ۲).
از آنجایی که درجه حرارت سطح کانوپی به میزان تعرق بستگی دارد و در شرایط تنش خشکی دمای کانوپی با ظرفیت جذب آب از لایه‌های عمیق‌تر خاک و یا کارایی مصرف آب مرتبط است (Pask et al., 2012) بنابراین اندازه‌گیری‌هایی

مانند دمای کانوپی می‌تواند به‌طور غیر مستقیم بیانگر جذب آب توسط ریشه‌ها باشد (Reynolds and Toberosa, 2008). همچنین از آنجایی که دمای کانوپی با وضعیت آبی گیاه و عملکرد همبستگی دارد، لذا به‌نظر می‌رسد ژنوتیپ‌هایی با دمای کانوپی پایین‌تر، وضعیت بهتر آبی را نشان می‌دهند (Pask et al., 2012) و تحمل بیشتری به تنش خشکی خواهند داشت (Balota et al., 2007)، به‌طوری که نتایج این آزمایش نشان می‌دهد، ژنوتیپ سپیده با داشتن بیشترین دمای کانوپی،

ادامه جدول ۲-

میانگین مربعات (MS)						
درجه آزادی	عملکرد دانه	وزن هزار دانه	کلروفیل کل	کلروفیل b	کلروفیل a	کلروفیل کل
			۲۸ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی
۲	۵۴۴۰۲۲۶۹/۲ ^{**}	۵۰/۴۲ [*]	۰/۰۰۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۸ ^{ns}
۲	۶۴۸۹۳۴۳۷/۶ ^{**}	۴۷۷/۷۰ ^{**}	۰/۰۰۴۰ ^{**}	۰/۰۰۰۰۲ ^{**}	۰/۰۰۰۱۳ ^{**}	۰/۰۰۰۱۳ ^{**}
۴	۳۶۰۸۲۴۷/۵	۳۳/۸۴	۰/۰۰۰۰۲	۰/۰۰۰۰۰۴	۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۲
۴	۷۹۴۳۹۱۰/۸ ^{**}	۱۶۷/۳۸ ^{**}	۰/۰۰۳۰ ^{**}	۰/۰۰۰۰۵ ^{**}	۰/۰۰۰۰۶ ^{**}	۰/۰۰۰۱۱ ^{**}
۸	۲۷۷۵۸۲۰/۸ ^{ns}	۱۷/۳۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۲ [*]	۰/۰۰۰۰۰۵ ^{**}	۰/۰۰۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۲ [*]
۲۴	۱۳۹۷۸۵۹/۸	۹/۸۳	۰/۰۰۰۰۷	۰/۰۰۰۰۰۱	۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۰۹
ضرب تغییرات (%C.V)						
	۱۴/۲۹	۱۰/۶۶	۱۰/۹۹	۹/۲۳	۱۸/۳۳	۱۱/۱۸

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۳- مقایسه میانگین اثرات ساده تیمار آبی و ژنوتیپ بر صفات مورد بررسی، وزن هزار دانه و عملکرد دانه سورگوم

محتوای نسبی	محتوای نسبی	محتوای نسبی	محتوای نسبی	محتوای نسبی	محتوای نسبی	تنظیم اسمزی
آب برگ ۱۴ روز پس از گلدهی	آب برگ ۲۱ روز پس از گلدهی	آب برگ ۲۸ روز پس از گلدهی	۱۴ روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	۱۴ روز پس از گلدهی
تیمار آبی						
کنترل	۸۵/۵۲ ^a	۸۳/۷۳ ^a	۸۲/۱۳۱ ^a	۲۷/۳۴ ^b	۲۵/۹۸ ^c	۲۵/۹۶ ^c
تنش خشکی ملایم	۸۴/۲۷ ^{ab}	۸۱/۰۸۸ ^b	۷۸/۶۶۹ ^b	۳۰/۶۰ ^a	۲۹/۰۳ ^b	۲۹/۳۹ ^b
تنش خشکی شدید	۸۳/۰۱ ^b	۷۸/۶۶۴ ^c	۶۶/۵۸ ^c	۳۰/۷۷ ^a	۳۰/۶۱ ^a	۳۳/۳۵ ^a
ژنوتیپ						
کیمیا	۸۸/۱۷ ^a	۸۴/۱۴ ^{ab}	۸۱/۵۳ ^a	۲۹/۴۴ ^b	۲۸/۴۷ ^{ab}	۲۹/۶۱ ^a
سپیده	۷۷/۱۹ ^c	۷۴/۱۷ ^d	۶۸/۵۵ ^b	۳۰/۰۷ ^a	۲۸/۹۳ ^a	۲۹/۸۳ ^a
KGS15	۸۶/۶۰ ^a	۸۱/۷۵ ^{bc}	۷۸/۷۸ ^a	۲۹/۲۶ ^b	۲۸/۲۴ ^b	۲۹/۰۷ ^a
KGS23	۸۷/۰۹ ^a	۸۵/۲۵ ^a	۷۸/۹۱ ^a	۲۹/۵۴ ^{ab}	۲۸/۷۵ ^{ab}	۲۹/۷۸ ^a
KGS32	۸۲/۲۹ ^b	۸۰/۴۹ ^c	۷۱/۱۹ ^b	۲۹/۵۳ ^{ab}	۲۸/۳۱ ^{ab}	۲۹/۵۴ ^a

هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشد از نظر آماری در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌دار ندارند (آزمون دانکن $P < 0.05$)

کمترین محتوای نسبی آب برگ را در شرایط تنش خشکی شدید بعد از گلدهی از خود نشان داد (شکل ۲).

تنظیم اسمزی: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که ژنوتیپ‌های مورد بررسی در صفت تنظیم اسمزی در کلیه مراحل نمونه‌برداری با هم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد داشتند و تیمار آبی نیز در مراحل ۲۱ و ۲۸ روز پس از گلدهی اثر معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد بر تنظیم اسمزی داشت (جدول ۴). بررسی روند تنظیم اسمزی

در طول زمان در هر دو سطح تنش ملایم و شدید به‌وضوح نشان داد که در شرایط تنش خشکی شدید و در طول زمان کلیه ژنوتیپ‌ها افزایش معنی‌داری در میزان تنظیم اسمزی نشان دادند و بالاترین میزان تنظیم اسمزی در مرحله ۲۸ روز پس از گلدهی از ژنوتیپ‌های کیمیا و KGS23 به‌ترتیب به میزان ۰/۵۴ و ۰/۳۸ مگاپاسکال به‌دست آمد (شکل ۳). نکته قابل توجه این است که این دو ژنوتیپ بیشترین محتوای نسبی آب برگ را نیز در شرایط تنش آبی شدید و در مرحله ۲۸ روز پس از

ادامه جدول ۳

تنظیم اسمزی	تنظیم اسمزی	کلروفیل a ۱۴	کلروفیل b ۱۴	کلروفیل کل ۱۴	کلروفیل a	کلروفیل b
۲۱ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	روز پس از گلدهی	روز پس از گلدهی	روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی	۲۱ روز پس از گلدهی
تیمار آبی						
کنترل	۰/۰۴۸۳ ^a	۰/۰۰۴۸۵ ^a	۰/۰۹۲۰ ^a	۰/۰۴۵۶ ^a	۰/۰۰۴۳۸ ^a	۰/۰۰۴۲۲ ^a
تنش خشکی ملایم	۰/۱۹۵۵ ^b	۰/۰۴۳۰ ^a	۰/۰۰۴۵۷ ^a	۰/۰۸۴۲ ^a	۰/۰۴۲۳ ^a	۰/۰۰۴۲۲ ^a
تنش خشکی شدید	۰/۱۹۵۱ ^a	۰/۳۳۰۶ ^a	۰/۰۴۵۱ ^a	۰/۰۰۴۳۷ ^a	۰/۰۳۷۱ ^b	۰/۰۰۳۶۷ ^b
ژنوتیپ						
کیمیا	۰/۲۷۰۱ ^a	۰/۳۹۷۱ ^a	۰/۰۴۱۰ ^b	۰/۰۰۴۰۷ ^{bc}	۰/۰۸۰۳ ^b	۰/۰۴۱۳ ^b
سپیده	۰/۱۲۶۱ ^c	۰/۱۹۶۱ ^d	۰/۰۴۵۱ ^b	۰/۰۰۳۳۳ ^{ab}	۰/۰۸۸۷ ^b	۰/۰۳۷۹ ^{bc}
KGS15	۰/۱۷۸۷ ^b	۰/۲۴۶۷ ^c	۰/۰۳۳۱ ^c	۰/۰۰۴۷۰ ^c	۰/۰۶۴۸ ^c	۰/۰۴۱۶ ^b
KGS23	۰/۱۷۳۸ ^b	۰/۲۸۵۹ ^b	۰/۰۵۲۶ ^a	۰/۰۰۵۴۳ ^a	۰/۱۰۳۷۱ ^a	۰/۰۵۱۱ ^a
KGS32	۰/۱۲۹۶ ^c	۰/۱۸۹۳ ^d	۰/۰۵۵۶ ^a	۰/۰۰۵۴۷ ^a	۰/۱۰۴۴ ^a	۰/۰۳۶۱ ^c

هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند از نظر آماری در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌دار ندارند (آزمون دانکن $P < 0.05$)

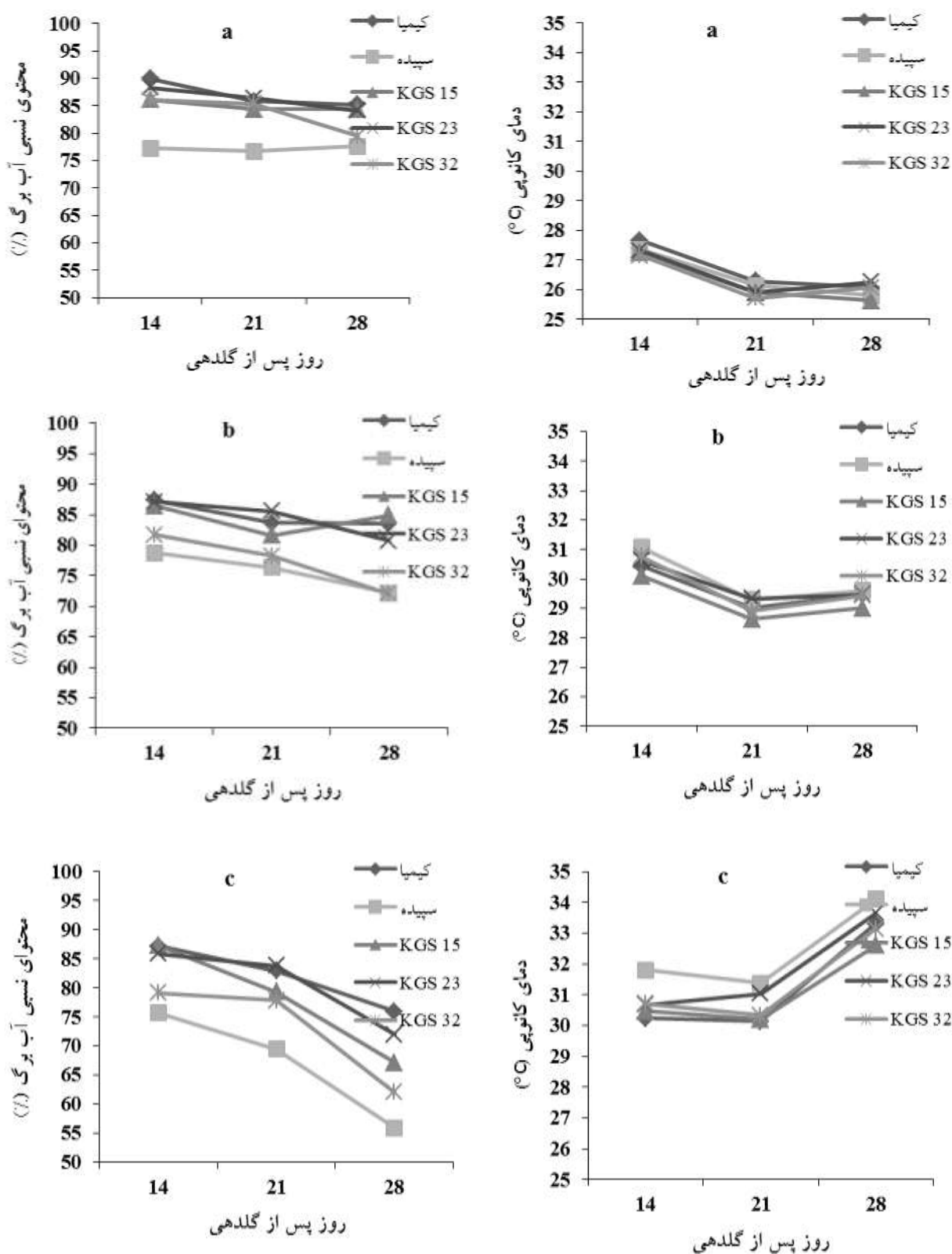
ادامه جدول ۳-۳

کلروفیل کل	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	وزن هزار دانه	عملکرد دانه
۲۱ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	۲۸ روز پس از گلدهی	(g)	(Kg. ha ⁻¹)
تیمار آبی					
کنترل	۰/۰۹۰۵ ^a	۰/۰۵۱۰ ^a	۰/۰۰۵۲۶ ^a	۳۳/۱۵ ^a	۱۰۱۱۲/۰ ^a
تنش خشکی ملایم	۰/۰۸۳۶ ^{ab}	۰/۰۳۸۳ ^b	۰/۰۰۳۷۵ ^b	۳۲/۲ ^a	۸۶۸۱/۵ ^a
تنش خشکی شدید	۰/۰۷۳۶ ^b	۰/۰۳۱۰ ^c	۰/۰۰۲۹۸ ^c	۲۲/۹۳ ^b	۶۰۱۳/۹ ^b
ژنوتیپ					
کیمیا	۰/۰۸۱۹ ^b	۰/۰۳۵۳ ^b	۰/۰۰۳۴۷ ^b	۳۵/۲۴ ^a	۹۳۱۱/۷ ^a
سپیده	۰/۰۷۵۶ ^{bc}	۰/۰۳۷۲ ^b	۰/۰۰۳۷۳ ^b	۲۵/۱۱ ^c	۷۶۲۳/۵ ^b
KGS15	۰/۰۸۲۷ ^b	۰/۰۳۴۲ ^b	۰/۰۰۳۴۶ ^b	۳۱/۸۹ ^b	۷۵۴۹/۴ ^b
KGS23	۰/۱۰۱۳ ^a	۰/۰۵۶۸ ^a	۰/۰۰۵۵۲ ^a	۲۵/۴۴ ^c	۹۲۸۴/۰ ^a
KGS32	۰/۰۷۱۳ ^c	۰/۰۳۷۲ ^b	۰/۰۰۳۷۹ ^b	۲۹/۴۴ ^b	۷۵۷۷/۳ ^b

هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند از نظر آماری در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌دار ندارند (آزمون دانکن $P < 0.05$)

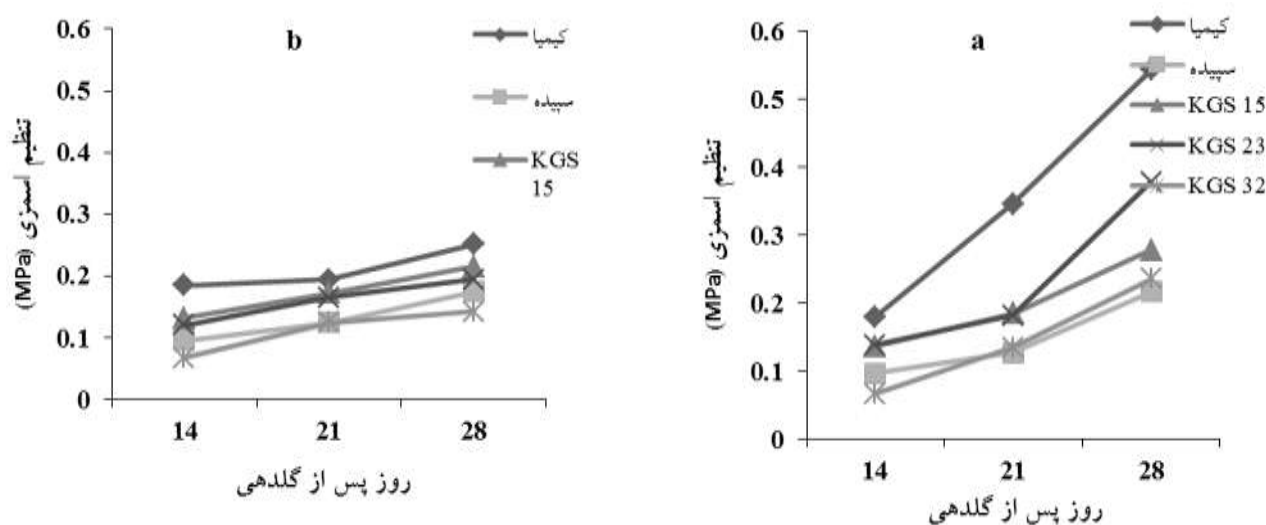
گلدهی نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها به‌خود اختصاص دادند، لذا می‌توان این‌گونه نتیجه‌گیری نمود که تنظیم اسمزی ارتباط تنگاتنگی با محتوای نسبی آب برگ دارد. تنظیم اسمزی با انباشت متابولیت‌های سازگار به‌عنوان یکی از سازوکارهای سازگاری گیاهان زراعی در برابر خشکی شناخته شده است (Nayyar and Walia, 2004; Hamidou et al., 2007). از آنجایی که از یک‌طرف تنظیم اسمزی فرآیندی نیازمند زمان است به‌این مفهوم که کاهش ناگهانی و شدید وضعیت آبی گیاه موجب ایجاد تنظیم اسمزی نمی‌گردد (Blum, 1996) و از طرف دیگر تنظیم اسمزی در شرایط تنش خشکی شدید عمل می‌کند (Serraj and Sinclair, 2002)، لذا منطقی به نظر می‌رسد که در ۲۸ روز پس از گلدهی و در تنش

گلدهی نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها به‌خود اختصاص دادند، لذا می‌توان این‌گونه نتیجه‌گیری نمود که تنظیم اسمزی ارتباط تنگاتنگی با محتوای نسبی آب برگ دارد. تنظیم اسمزی با انباشت متابولیت‌های سازگار به‌عنوان یکی از سازوکارهای سازگاری گیاهان زراعی در برابر خشکی شناخته شده است (Nayyar and Walia, 2004; Hamidou et al., 2007). از آنجایی که از یک‌طرف تنظیم اسمزی فرآیندی نیازمند زمان است به‌این مفهوم که کاهش ناگهانی و شدید وضعیت آبی گیاه موجب ایجاد تنظیم اسمزی نمی‌گردد (Blum, 1996) و از طرف دیگر تنظیم اسمزی در شرایط تنش خشکی شدید عمل می‌کند (Serraj and Sinclair, 2002)، لذا منطقی به نظر می‌رسد که در ۲۸ روز پس از گلدهی و در تنش



شکل ۲- روند تغییرات محتوای نسبی آب برگ و دمای کانوپی ژنوتیپ‌های سورگوم در شرایط شاهد (A)، تنش خشکی ملایم (B) و تنش خشکی شدید (C)

آبی شدید بالاترین میزان این صفت به‌دست آید همچنین در این مرحله تفاوت بین ژنوتیپ‌ها به خوبی مشخص شده است



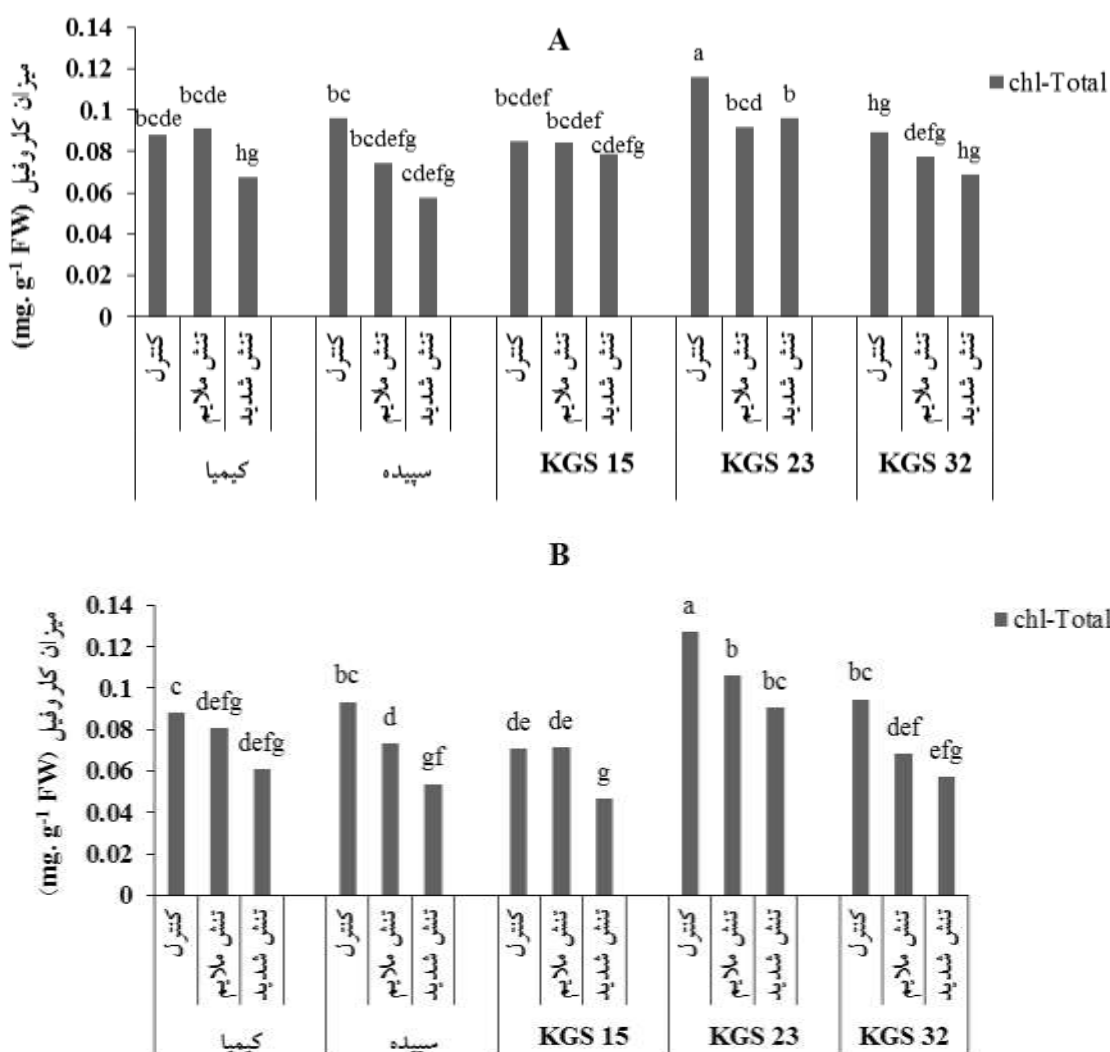
شکل ۳- روند تغییرات تنظیم اسمزی ژنوتیپ‌های سورگوم در شرایط تنش خشکی ملایم (A) و تنش خشکی شدید (B)

(شکل ۳). تنظیم اسمزی تحت تنش خشکی آخر فصل می‌تواند به نگهداری تورژسانس سلول‌ها در طول دوره پر شدن دانه کمک کند (Gonzalez *et al.*, 2008) و با تأخیر در بسته شدن روزنه‌ها می‌تواند به عنوان مزیتی برای فتوسنتز بالاتر در شرایط محدودیت آبی در نظر گرفته شود (Zivcak *et al.*, 2009)، لذا ژنوتیپ‌هایی که دارای تنظیم اسمزی بالاتر هستند می‌توانند از مزایای گفته شده در جهت افزایش عملکرد بهره‌مند گردند.

میزان کلروفیل در گیاهان یکی از فاکتورهای مهم حفظ ظرفیت فتوسنتزی است (Jiang and Huang, 2001)، همچنین کلروفیل برگ یکی از مهمترین شاخص‌های نشان دهنده تنش‌های محیطی وارد بر گیاهان می‌باشد (Pask *et al.*, 2012). کاهش کلروفیل در شرایط تنش خشکی در بسیاری مطالعات گزارش شده است (Castrillo and Turujillo, 1994; Behera *et al.*, 2002; Jung, 2004; Gong *et al.*, 2005). دلایلی که برای کاهش کلروفیل در شرایط تنش خشکی عنوان شده است می‌توان به تخریب غشاهای تیلاکوئید کلروپلاست و اکسیداسیون نوری کلروفیل در اثر گونه‌های فعال اکسیژن (Castrillo and Turujillo, 1994; Schütz and Fangmeier, 2001; Reddy *et al.*, 2004) و افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز اشاره کرد (Ala *et al.*, 1994; Ranjan *et al.*, 2001). همچنین

(شکل ۳). تنظیم اسمزی تحت تنش خشکی آخر فصل می‌تواند به نگهداری تورژسانس سلول‌ها در طول دوره پر شدن دانه کمک کند (Gonzalez *et al.*, 2008) و با تأخیر در بسته شدن روزنه‌ها می‌تواند به عنوان مزیتی برای فتوسنتز بالاتر در شرایط محدودیت آبی در نظر گرفته شود (Zivcak *et al.*, 2009)، لذا ژنوتیپ‌هایی که دارای تنظیم اسمزی بالاتر هستند می‌توانند از مزایای گفته شده در جهت افزایش عملکرد بهره‌مند گردند.

کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که تیمار آبی اثر معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد بر میزان کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل در زمان ۲۱ و ۲۸ روز پس از گلدهی ایجاد کرد و ژنوتیپ‌های مورد بررسی نیز در این صفات در کلیه مراحل نمونه برداری در سطح احتمال یک درصد با هم تفاوت معنی‌دار داشتند، همچنین اثر متقابل تیمار آبی در ژنوتیپ در مرحله ۲۱ و ۲۸ روز پس از گلدهی بر میزان کلروفیل کل اثر معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ایجاد کرد (جدول ۳). بررسی اثر متقابل تیمار آبی در ژنوتیپ در زمان ۲۱ و ۲۸ روز پس از گلدهی نشان داد که تیمار تنش خشکی ملایم و شدید موجب کاهش کلروفیل کل در کلیه ژنوتیپ‌های مورد بررسی گردید، با این حال بالاترین مقدار کلروفیل کل از ژنوتیپ



شکل ۴- مقایسه میانگین میزان کلروفیل کل ژنوتیپ‌های سورگوم در شرایط شاهد، تنش ملایم و تنش شدید. ۲۱ روز پس از گلدهی (A) و ۲۸ روز پس از گلدهی (B). (مقایسه میانگین هر یک از صفات مذکور به صورت جداگانه صورت گرفته است). ستون‌های دارای حداقل یک حرف مشترک، از نظر آماری در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌دار ندارند (آزمون دانکن $P < 0.05$).

هزار دانه و عملکرد دانه متعلق به ژنوتیپ کیمیا به ترتیب به میزان ۳۵/۲۴ گرم و ۹۳۱۱/۷ کیلوگرم در هکتار است (جدول ۳). تنش خشکی ملایم و شدید هر دو موجب کاهش عملکرد دانه ژنوتیپ‌های مورد بررسی نسبت به تیمار شاهد شدند (به استثنای ژنوتیپ KGS15 در شرایط تنش ملایم) و بیشترین درصد کاهش عملکرد از ژنوتیپ سپیده به میزان ۶۱/۱۳ درصد در شرایط تنش خشکی شدید به دست آمد (جدول ۴ و ۵).

کاهش عملکرد دانه و وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی، در بسیاری از مطالعات گزارش شده است (میری، ۱۳۸۹؛ Ji et al., 2010). میزان فتوسنتز گیاهان در معرض تنش

مطالعات نشان داده‌اند که فنوتیپ سبزمانی سورگوم به تنش خشکی پس از گلدهی سازگاری داشته (Sabadin et al., 2012) که این موضوع موجب حفظ عملکرد در شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی شده است (Borrell and Douglas, 1997).

وزن هزار دانه و عملکرد دانه: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تیمار آبی و ژنوتیپ بر وزن هزار دانه و عملکرد دانه در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید (جدول ۲). تیمار تنش خشکی شدید موجب کاهش معنی‌دار هر دو صفت مذکور نسبت به تیمار شاهد شد (جدول ۳). مقایسه میانگین اثرات ساده تیمارها نشان داد که بیشترین وزن

جدول ۴- شاخص‌های تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های سورگوم در تنش شدید

HARM	STI	MP	TOL	SSI	GMP	Yield Reduction (%)	Ys (Kg. ha ⁻¹)	Yp (Kg. ha ⁻¹)	ژنوتیپ
۸۶۶۰/۹۱	۰/۷۷۸	۹۱۸۵/۱۹	۴۳۸۸/۸۹	۰/۹۵۲	۸۹۱۹/۲۰	۳۸/۵۷	۶۹۹۰/۷۴	۱۱۳۷۹/۶	کیمیا
۵۸۵۴/۲۷	۰/۴۱۶	۷۲۶۱/۵۸	۶۳۹۳/۵۲	۱/۵۰۸	۶۵۲۰/۰۶	۶۱/۱۳	۴۰۶۴/۸۲	۱۰۴۵۸/۳۴	سپیده
۶۳۸۱/۴۹	۰/۴۲۳	۶۷۷۷/۷۸	۳۲۷۷/۷۸	۰/۹۶۱	۶۵۷۷/۶۵	۳۸/۹۴	۵۱۳۸/۸۹	۸۴۱۶/۶۷	KGS 15
۸۹۶۶/۱۹	۰/۸۱۱	۹۲۴۷/۶۹	۳۲۲۶/۸۵	۰/۷۳۳	۹۱۰۵/۸۵	۲۹/۷۱	۷۶۳۴/۲۶	۱۰۸۶۲/۱۱	KGS 23
۷۵۱۵/۴۱	۰/۵۷۶	۷۸۴۲/۵۹	۳۲۰۳/۷۱	۰/۸۳۷	۷۶۷۷/۲۶	۳۳/۹۲	۶۲۴۰/۷۴	۹۴۴۴/۴۵	KGS 32

$\overline{Yp} = ۱۰۱۱۲/۰۴$ و $\overline{Ys} = ۶۰۱۳/۸۹$ و $SI = ۰/۴۰۵$

Yp و Ys به ترتیب عملکرد در شرایط شاهد و تنش، $\overline{Yp}$ و $\overline{Ys}$ به ترتیب میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در شرایط شاهد و تنش، SI: شدت تنش

TOL: Tolerance: شاخص تحمل

MP: Mean Productivity: بهره‌وری میانگین

GMP: Geometric Mean Productivity: میانگین هندسی بهره‌وری

SSI: Stress Susceptibility Index: شاخص حساسیت به تنش

STI: Stress Tolerance Index: شاخص تحمل به تنش

HARM: Harmonic Mean: میانگین هارمونیک

جدول ۵- همبستگی عملکرد دانه و شاخص‌های تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های سورگوم در شرایط شاهد و تنش خشکی شدید

HARM	STI	MP	TOL	SSI	GMP	Ys	Yp	
							۱	Yp
						۱	۰/۴۶	Ys
					۱	۰/۹۵ ^{oo}	۰/۷۰	GMP
				۱	-۰/۶۶	-۰/۸۶	۰/۰۶	SSI
			۱	۰/۹۴ ^{oo}	-۰/۳۹	-۰/۶۵	۰/۳۸	TOL
		۱	-۰/۲۱	-۰/۵۱	۰/۹۸ ^{oo}	۰/۸۸ ^o	۰/۸۲	MP
	۱	۰/۹۸ ^{oo}	-۰/۳۷	-۰/۶۵	۰/۹۹ ^{oo}	۰/۹۴ ^{oo}	۰/۷۱	STI
۱	۰/۹۹ ^{oo}	۰/۹۵ ^{oo}	-۰/۵۱	-۰/۷۶	۰/۹۹ ^{oo}	۰/۹۸ ^{oo}	۰/۶۰	HARM

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

به بهای کاهش عملکرد جبران می‌کند (Munns, 1993). همچنین کاهش سرعت فتوسنتزی و پیر شدن سریع برگ‌ها در اثر تنش خشکی به عنوان عامل مؤثر در کاهش وزن دانه و در نهایت عملکرد دانه، عنوان شده است (امام و نیک نژاد، ۱۳۷۳).

شاخص‌های تحمل به خشکی: حفظ عملکرد دانه در شرایط تنش را می‌توان به‌عنوان یک معیار فیزیولوژیک تحمل به تنش خشکی در نظر گرفت به‌نظر می‌رسد که ارقام با درصد کاهش عملکرد دانه بالا در شرایط تنش خشکی به‌عنوان ارقام حساس به تنش مطرح شوند (احمدی و همکاران، ۱۳۸۷). از

خشکی به‌دلیل بسته شدن روزنه‌ها و فرآیندهای غیرروزنه‌ای کاهش می‌یابد (Aranjuelo et al., 2007; Chaves et al., 2009; Lawlor and Tezara, 2009)، که در نهایت منجر به کاهش میزان رشد و عملکرد نهایی محصول می‌شود (Guo et al., 2009; Kamran et al., 2009; Ashraf, 2010). همچنین در تنش‌های شدید، گیاه بیشتر مواد فتوسنتزی خود را صرف تولید ترکیبات تنظیم‌کننده‌های اسمزی از جمله پرولین و ترکیبات قندی همانند ساکاروز و فروکتوز می‌کند که بتواند شرایط لازم برای ادامه حیات خود در این شرایط را فراهم کند. این ترکیبات برای گیاه هزینه‌بر بوده و گیاه این هزینه را گاهی

شاخص در تنش شدید، ژنوتیپ‌های کیمیا و KGS23 بالاترین مقدار را کسب کردند (جدول ۴).

با توجه به این موضوع که شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی با در نظر گرفتن شاخص‌های کمی تحمل به خشکی و یا عملکرد دانه به‌طور مجزا در شرایط بدون تنش و تنش خشکی مشکل است و ممکن است با نتایج متناقضی مواجه شود، لذا به‌منظور تعیین بهترین و مناسب‌ترین شاخص، همبستگی بین عملکرد دانه ژنوتیپ‌ها در شرایط بدون تنش و تنش محاسبه گردید (جدول ۵). با توجه به همبستگی مثبت و معنی‌دار عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی شدید با شاخص‌های STI, MP, GMP و HARM، این شاخص‌ها به عنوان بهترین شاخص‌های تحمل به خشکی در شرایط بدون تنش و تنش شدید انتخاب شدند. سایر پژوهشگران نیز شاخص‌های کمی تحمل به خشکی STI, GMP, MP و HARM را به‌عنوان بهترین شاخص‌ها برای انتخاب ژنوتیپ‌های جو متحمل به خشکی (حصادی، ۱۳۸۵؛ واعظی و احمدی خواه، ۱۳۸۹) و شاخص‌های STI و GMP, MP بهترین شاخص‌ها برای گزینش و تعیین ارقام متحمل به تنش خشکی ارقام سورگوم دانه‌ای شناسایی و مورد استفاده قرار دادند (خزائی و فومن، ۱۳۹۱).

روابط همبستگی میان صفات: در این مطالعه، همبستگی مثبت و معنی‌داری بین عملکرد دانه با محتوای نسبی آب برگ، وزن هزار دانه و میزان کلروفیل (سطح احتمال یک درصد) و همچنین همبستگی منفی و معنی‌داری (سطح احتمال یک درصد) با دمای کانوپی در ۲۸ روز پس از گلدهی مشاهده شد. وزن هزار دانه همبستگی معنی‌دار - مثبت و منفی (سطح احتمال یک درصد) به‌ترتیب با محتوای نسبی آب برگ و دمای کانوپی دارد. علاوه بر آن، همبستگی منفی و معنی‌داری بین دمای کانوپی (سطح احتمال یک درصد) با کلیه صفات و همچنین همبستگی مثبت و معنی‌داری میان کلروفیل و محتوای نسبی آب برگ (سطح احتمال یک درصد) مشاهده گردید. همبستگی معنی‌داری بین تنظیم اسمزی با سایر صفات دیده نشد (شکل ۵).

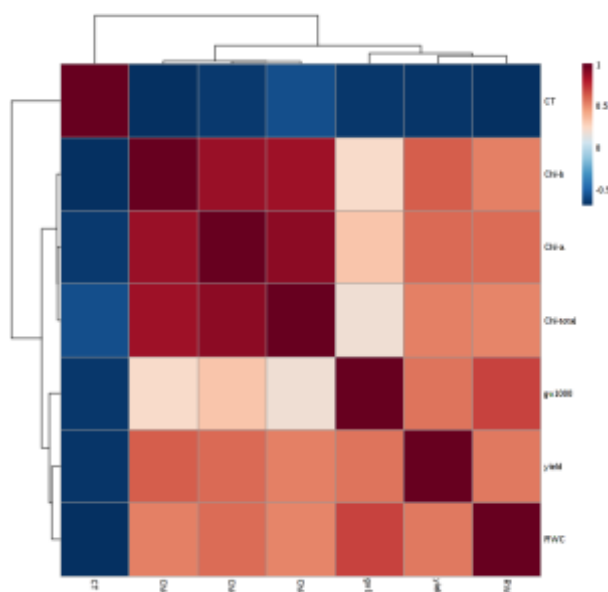
طرف دیگر استفاده از عملکرد اقتصادی و شاخص‌های تحمل که براساس عملکرد ارقام در هر دو محیط تنش و بدون تنش تنظیم شده‌اند، مهم‌ترین استراتژی به‌منظور بهبود پتانسیل عملکرد تحمل ارقام نسبت به تنش خشکی می‌باشند. مقادیر عملکرد دانه در شرایط بدون تنش (Yp)، عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی (Ys)، درصد کاهش عملکرد دانه و شاخص‌های ارزیابی تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در جدول ۵ شده است. در هر دو شرایط شاهد و تنش خشکی شدید ژنوتیپ‌های کیمیا و KGS23 بالاترین عملکرد دانه را به‌خود اختصاص دادند (جدول ۴).

شاخص SSI که نشان دهنده حساسیت به تنش و تحمل نسبی به تنش رطوبتی ژنوتیپ‌ها است، هر چه کوچکتر باشد به همان اندازه نیز حساسیت آن ژنوتیپ به خشکی کمتر خواهد بود. در این آزمایش استفاده از شاخص SSI نشان داد که سطح تنش شدید ژنوتیپ KGS23 متحمل‌ترین ژنوتیپ نسبت به تنش خشکی انتهای فصل بود (جدول ۴).

استفاده از شاخص TOL در ارزیابی ژنوتیپ‌ها در واقع حساسیت ژنوتیپ‌ها را به شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد. براساس شاخص TOL، تحمل نسبی بیشتر متعلق به ژنوتیپی است که TOL کوچکتری داشته باشد. در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، ژنوتیپ‌های KGS23 و KGS32 در شرایط تنش شدید متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها بودند (جدول ۴).

براساس شاخص MP از میان ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، ژنوتیپ‌های کیمیا و KGS23 بالاترین بهره‌وری میانگین در تنش شدید را به خود اختصاص دادند (جدول ۴).

شاخص STI در انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به تنش کارایی زیادی دارد و مقدار بالای شاخص STI حاکی از تحمل بیشتر ژنوتیپ نسبت به تنش خشکی است (شیرین زاده و همکاران، ۱۳۸۷). ژنوتیپ‌های کیمیا و KGS23 در تنش شدید بالاترین مقدار STI را به‌خود اختصاص دادند (جدول ۴). شاخص‌های GMP و HARM نیز مانند شاخص‌های STI و MP هر چه بالاتر باشند، تحمل در برابر تنش خشکی بیشتر است (Fernaandez et al., 1996; Blum, 2001). در هر دو



شکل ۵- همبستگی بین صفات در ۲۸ روز پس از گلدهی (CT: دمای کانوپی، Chl-a: کلروفیل a، Chl-b: کلروفیل b، chl-total: کلروفیل کل، gw1000: وزن هزار دانه، yield: عملکرد، RWC: محتوای نسبی آب برگ) که به صورت نقشه **Heat Map** ارائه شده است. قدر مطلق ضرایب همبستگی بالاتر از ۰/۳ در سطح احتمال پنج درصد و ضرایب همبستگی بالاتر از ۰/۴ در سطح احتمال یک درصد معنی دار هستند.

خشکی، متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی آخر فصل شناخته شدند. اما نکته قابل توجه اینکه به نظر می‌رسد ژنوتیپ کیمیا با داشتن محتوای نسبی آب برگ و تنظیم اسمزی بالا با خشکی مقابله می‌کند و ژنوتیپ KGS23 علاوه بر داشتن محتوای نسبی آب برگ و تنظیم اسمزی بالا، با دارا بودن بیشترین میزان کلروفیل به‌عنوان فنوتیپ سبزمان به مقابله با تنش خشکی می‌پردازد. با توجه به نتایج به‌دست آمده از این پژوهش می‌توان بیان کرد که تنظیم اسمزی با محتوای نسبی آب برگ و دمای کانوپی ارتباط دارد و ژنوتیپ‌های سورگوم متحمل به خشکی آخر فصل با تنظیم اسمزی بالاتر، محتوای نسبی آب برگ بیشتر، دمای کانوپی کمتر و در مجموع روابط آبی بهتری را نشان دادند. همچنین نتایج این بررسی نشان داد که سبزمانی یکی از مهمترین فرآیندهای مرتبط با حفظ عملکرد در شرایط تنش خشکی آخر فصل در ژنوتیپ‌های متحمل سورگوم می‌باشد.

تنش خشکی موجب کاهش محتوای نسبی آب برگ، افزایش درجه حرارت برگ، کاهش میزان فتوسنتز، پیری زود رس، کاهش وزن هزار دانه و عملکرد می‌شود (Balota *et al.*, 2007; Ji *et al.*, 2010; Anjum *et al.*, 2011; Reddy *et al.*, 2003). از سوی دیگر در سورگوم، سازگاری به تنش خشکی پس از گلدهی با فنوتیپ سبزمانی پیوسته است و صفت سبزمانی همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه (Sabadin *et al.*, 2012) دارند در نتیجه ژنوتیپ KGS23 با بالاترین سطح کلروفیل و بیشترین عملکرد در تنش خشکی به‌عنوان متحمل‌ترین ژنوتیپ به تنش خشکی پس از گلدهی شناخته شد.

نتیجه‌گیری کلی

به‌عنوان نتیجه‌گیری کلی از این آزمایش می‌توان این گونه بیان داشت که از بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، ژنوتیپ‌های کیمیا و KGS23 براساس عملکرد دانه و شاخص‌های تحمل به

احمدی، ع.، جودی، م.، توکلی، ا. و رنجبر، م. (۱۳۸۷) بررسی عملکرد و برخی واکنش‌های مورفولوژیکی مرتبط با آن در ژنوتیپ‌های مختلف گندم در شرایط تنش و عدم تنش خشکی. مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی ۱۵۵-۱۶۵.

امام، ع. و نیک نژاد، م. (۱۳۷۳) مقدمه‌ای بر فیزیولوژی عملکرد گیاهان زراعی (ترجمه). انتشارات دانشگاه شیراز.

ایزانلو، ع.، زینالی خانقاه، ح.، حسین زاده، ع. و مجنون حسینی، ن. (۱۳۸۱) تعیین بهترین شاخص مقاومت به خشکی در ارقام تجارتي سویا. چکیده مقالات هفتمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج، ایران.

حصادی، پ. (۱۳۸۵) انتخاب برای تحمل به خشکی در لاین‌های جو در شرایط اقلیمی کرمانشاه. مجله علوم کشاورزی ۱۲: ۱۴۳-۱۵۳.

خزائی، ع. و فومن، ع. (۱۳۹۱) ارزیابی تحمل به خشکی در ارقام و لاین‌های پیشرفته سورگوم دانه‌ای در شرایط تنش کم آبیاری. مجله الکترونیک تولید گیاهان زراعی ۵: ۶۳-۷۹.

شیرین زاده، ع.، ضرغامی، ر. و شیرینی، م. ر. (۱۳۸۷) ارزیابی تحمل به خشکی در هیبریدهای دیررس و متوسط رس ذرت با استفاده از شاخص‌های تحمل به خشکی. مجله علوم زراعی ایران ۴: ۴۱۶-۴۲۷.

میری، ح. ر. (۱۳۸۹) تأثیر تنش خشکی بعد از گلدهی بر میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه ارقام گندم. مجله الکترونیک تولید گیاهان زراعی ۳: ۱-۱۹.

واعظی، ب. و احمدی خواه، ا. (۱۳۸۹) ارزیابی تحمل دوازده ژنوتیپ اصلاح شده جو در برابر تنش خشکی در شرایط خشک و گرم. مجله پژوهش‌های تولید گیاهی ۱۷: ۲۳-۴۴.

- Ala, S. A., Ashraf, M. Y., Azmi, A. R., Khan, A. H. (1994) Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta physiologiae plantarum* 16: 185-191.
- Anjum, S. A., Wang, L. C., Farooq, M., Hussain, M., Xue, L. L., Zou, C. M. (2011) Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197: 177-185.
- Aranjuelo, I., Irigoyen, J. J., Sanchez-Diaz, M. (2007) Effect of elevated temperature and water availability on CO₂ exchange and nitrogen fixation of nodulated alfalfa plants. *Environmental and Experimental Botany* 59: 99-108.
- Arnon, D. I. (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant physiology* 24: 1.
- Ashraf, M. (2010) Inducing drought tolerance in plants: recent advances. *Biotechnology advances* 28: 169-183.
- Bajji, M., Lutts, S., Kinet, J. M. (2001) Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Science* 160: 669-681.
- Balota, M., Payne, W. A., Evett, S. R., Lazar, M. D. (2007) Canopy temperature depression sampling to assess grain yield and genotypic differentiation in winter wheat. *Crop Science* 47: 1518-1529.
- Behera, R. K., Mishra, P. C., Choudhury, N. K. (2002) High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. *Journal of Plant Physiology* 159: 967-973.
- Blum, A. (1989) Osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Crop Science* 29: 230-233.
- Blum, A. (1996) Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation* 20: 135-148.
- Blum, A., Klueva, N., Nguyen, H. T. (2001) Wheat cellular thermotolerance is related to yield under heat stress. *Euphytica* 117: 117-123.
- Blum, A., Zhang, J., Nguyen, H. T. (1999) Consistent differences among wheat cultivars in osmotic adjustment and their relationship to plant production. *Field Crops Research* 64: 287-291.
- Bogard, M., Jourdan, M., Allard, V., Martre, P., Perretant, M. R., Ravel, C., Gaju, O. (2011) Anthesis date mainly explained correlations between post-anthesis leaf senescence, grain yield, and grain protein concentration in a winter wheat population segregating for flowering time QTLs. *Journal of Experimental Botany* 62: 3621-3636.
- Borrell, A. K., and Douglas, A. C. I. (1997) Maintaining green leaf area in grain sorghum increases nitrogen uptake under post-anthesis drought. *International Sorghum and Millets Newsletter* (USA).
- Castillo, M. and Trujillo, I. (1994) Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activity and chlorophyll and protein contents in two cultivars of French bean plants under water stress and rewatering. *Photosynthetica* 30: 175-181.

- Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F. W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A. M., Francia, E., Stanca, A. M. (2008) Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research* 105: 1-14.
- Cha, K. W., Lee, Y. J., Koh, H. J., Lee, B. M., Nam, Y. W., Paek, N. C. (2002) Isolation, characterization, and mapping of the stay green mutant in rice. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 104: 526-532.
- Chaves, M. M., Flexas, J., and Pinheiro, C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany* 103: 551-560.
- Cornic, G. (2000) Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5: 187-188.
- Dalal, M., Mayandi, K., and Chinnusamy, V. (2012) Sorghum: improvement of abiotic stress tolerance. *Improving Crop Resistance to Abiotic Stress* 2: 923-950.
- Daneshmand, F., Arvin, M. J., Kalantari, K. M. (2010) Physiological responses to NaCl stress in three wild species of potato in vitro. *Acta physiologiae plantarum* 32: 91.
- Eppel, A., Keren, N., Salomon, E., Volis, S., and Rachmilevitch, S. (2013) The response of *Hordeum spontaneum* desert ecotype to drought and excessive light intensity is characterized by induction of O₂ dependent photochemical activity and anthocyanin accumulation. *Plant Science* 201: 74-80.
- FAO. (2009) Food outlook, Global Market Analysis. <http://www.Fao.Food outlook.Com>.
- Fernaandez, C. J., McInnes, K. J., and Cothren, J. T. (1996) Water status and leaf area production in water-and nitrogen-stressed cotton. *Crop science* 36: 1224-1233.
- Fernandez, G. C. (1992) Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In: *Proceedings of the International Symposium on adaptation of vegetables and other food crops in temperature and water stress* 257-270.
- Fischer, R. A., and Maurer, R. (1978) Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29: 897-912.
- Gong, H., Zhu, X., Chen, K., Wang, S., Zhang, C. (2005) Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Science* 169: 313-321.
- Gonzalez, A., Martin, I. and Ayerbe, L. (1999) Barley yield in water-stress conditions: The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field crops research* 62: 23-34.
- Gonzalez, A., Martin, I. and Ayerbe, L. (2008) Yield and osmotic adjustment capacity of barley under terminal water-stress conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science* 194: 81-91.
- Gonzalez, A., Martin, I. and Ayerbe, L. (2008) Yield and osmotic adjustment capacity of barley under terminal water-stress conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science* 194: 81-91.
- Guo, P., Baum, M., Grando, S., Ceccarelli, S., Bai, G., Li, R. and Valkoun, J. (2009) Differentially expressed genes between drought-tolerant and drought-sensitive barley genotypes in response to drought stress during the reproductive stage. *Journal of Experimental Botany* 60: 3531-3544.
- Hamidou, F., Zombre, G., Braconnier, S. (2007) Physiological and biochemical responses of cowpea genotypes to water stress under glasshouse and field conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science* 193: 229-237.
- Harris, K., Subudhi, P. K., Borrell, A., Jordan, D., Rosenow, D., Nguyen, H., Mullet, J. (2007) Sorghum stay-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. *Journal of Experimental Botany* 58: 327-338.
- Hnilicka, F., Hnilickova, H., Hola, D., Kocova, M. and Rothova, O. (2008) The effect of soil drought on gases exchange in the leaves of maize (*Zea mays* L.). *Cereal Research Communications* 36: 895-898.
- Hoang, T. B., Kobata, T. (2009) Stay-green in rice (*Oryza sativa* L.) of drought-prone areas in desiccated soils. *Plant Production Science* 12: 397-408.
- Ji, X., Shiran, B., Wan, J., Lewis, D. C., Jenkins, C. L., Condon, A. G. and Dolferus, R. (2010) Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. *Plant, Cell and Environment* 33: 926-942.
- Jiang, Y., Huang, B. (2001) Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation. *Crop Science* 41: 436-442.
- Jongdee, B., Pantuwan, G., Fukai, S. and Fischer, K. (2006) Improving drought tolerance in rainfed lowland rice: an example from Thailand. *Agricultural Water Management* 80: 225-240.
- Jung, S. (2004) Variation in antioxidant metabolism of young and mature leaves of *Arabidopsis thaliana* subjected to drought. *Plant Science* 166: 459-466.
- Kamran, M. U. H. A. M. M. A. D., Shahbaz, M., Ashraf, M. U. H. A. M. M. A. D., Akram, N. A. (2009) Alleviation of drought-induced adverse effects in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) using proline as a pre-sowing seed treatment. *Pakistan Journal of Botany* 41:621-632.
- Kapanigowda, M. H., Payne, W. A., Rooney, L. W., Mullet, J. E. (2012) Transpiration ratio in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] for increased water-use efficiency and drought tolerance. *Journal of Arid Land Studies* 21: 175-178.

- Lawlor, D. W. and Cornic, G. (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, cell and environment* 25: 275-294.
- Lawlor, D. W. and Tezara, W. (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of botany* 103: 561-579.
- Ludlow, M. M., Santamaria, J. M., Fukai, S. (1990) Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. II. Water stress after anthesis. *Australian Journal of Agricultural Research* 41: 67-78.
- Matuz, J., Cseuz, L., Fonad, P., and Pauk, J. (2008) Wheat breeding for drought resistance by novel field selection methods. *Cereal Research Communications* 36: 123-126.
- Morgan, J. M. (1995) Growth and yield of wheat lines with differing osmoregulative capacity at high soil water deficit in seasons of varying evaporative demand. *Field Crops Research* 40: 143-152.
- Munns, R. (1988) Why measure osmotic adjustment? *Functional Plant Biology* 15: 717-726.
- Munns, R. (1993) Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell and Environment* 16: 15-24.
- Mutava, R. N., Prasad, P. V. V., Tuinstra, M. R., Kofoed, K. D., Yu, J. (2011) Characterization of sorghum genotypes for traits related to drought tolerance. *Field Crops Research* 123: 10-18.
- Nayyar, H., Walia, D. P. (2004) Genotypic variation in wheat in response to water stress and abscisic acid-induced accumulation of osmolytes in developing grains. *Journal of Agronomy and Crop Science* 190: 39-45.
- Nobel, P. S. (1991) Cells and diffusion. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* 1-46.
- Pask, A. J. D., Pietragalla, J., Mullan, D. M. and Reynolds, M. P. (2012) Physiological breeding II: a field guide to wheat phenotyping. *CIMMYT*.
- Ranjan, R., Bohra, S. P. and Jeet, A. M. (2001) Book of plant senescence. Jodhpur Agrobios New York 18-42.
- Reddy, A. R., Chaitanya, K. V. and Vivekanandan, M. (2004) Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* 161: 1189-1202.
- 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.
- Reynolds, M., and Tuberosa, R. (2008) Translational research impacting on crop productivity in drought-prone environments. *Current Opinion in Plant Biology* 11: 171-179.
- Rosegrant, M. W. and Cline, S. A. (2003) Global food security: challenges and policies. *Science* 302: 1917-1919.
- Rosenow, D. T., and Clark, L. E. (1982) Drought tolerance in sorghum [through breeding]. In: Proceedings of the annual corn and sorghum industry research conference-American Seed Trade Association, Corn and Sorghum Division. Corn and Sorghum Research Conference (USA).
- Rosielle, A. A. and Hamblin, J. (1981) Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environment. *Crop Science* 21 : 943-946.
- Sabadin, P. K., Malosetti, M., Boer, M. P., Tardin, F. D., Santos, F. G., Guimaraes, C. T. and Mollinari, M. (2012) Studying the genetic basis of drought tolerance in sorghum by managed stress trials and adjustments for phenological and plant height differences. *Theoretical and Applied Genetics* 124: 1389-1402.
- Sairam, R. K. and Srivastava, G. C. (2002) Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress. *Plant Science* 162: 897-904.
- Sanchez, A. C., Subudhi, P. K., Rosenow, D. T. and Nguyen, H. T. (2002) Mapping QTLs associated with drought resistance in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Plant Molecular Biology* 48: 713-726.
- Sanchez, F. J., De Andres, E. F., Tenorio, J. L. and Ayerbe, L. (2004) Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress. *Field Crops Research* 86: 81-90.
- Santamaria, J. M., Ludlow, M. M., Fukai, S. (1990) Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. I. Water stress before anthesis. *Australian Journal of Agricultural Research* 41: 51-65.
- Schutz, M. and Fangmeier, A. (2001) Growth and yield responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) to elevated CO₂ and water limitation. *Environmental Pollution* 114: 187-194.
- Serraj, R., and Sinclair, T. R. (2002) Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions?. *Plant, cell and environment* 25: 333-341.
- Shamsi, K. (2010) The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars. *Journal of Animal and Plant Sciences* 8: 1051-1060.
- Thomas, H., and Howarth, C. J. (2000) Five ways to stay green. *Journal of Experimental Botany* 51: 329-337.
- Valliyodan, B. and Nguyen, H. T. (2006) Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 189-195.
- Wahid, A., Rasul, E., Rao, R. A. and Iqbal, R. M. (2005) Photosynthesis in leaf, stem, flower and fruit. *Handbook of Photosynthesis* 2: 479-497.

- Zhang, J., Nguyen, H. T. and Blum, A. (1999) Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany* 50: 291-302.
- Zheng, H. J., Wu, A. Z., Zheng, C. C., Wang, Y. F., Cai, R., Shen, X. F. and Dong, S. T. (2009) QTL mapping of maize (*Zea mays*) stay-green traits and their relationship to yield. *Plant Breeding* 128: 54-62.
- Zivcak, M., Repkova, J., Olsovska, K. and Brestic, M. (2009) Osmotic adjustment in winter wheat varieties and its importance as a mechanism of drought tolerance. *Cereal Research Communications* 37: 569-572.

Evaluation of changes in the water relations, osmotic adjustment and stay- green of different genotypes of sorghum under post-flowering drought stress

Sepideh Sanjari¹, Reza Shirzadian-Khoramabad¹, Zahra-Sadat Shobbar² and Maryam Shahbazi^{*3,4}

¹Department of Agricultural Biotechnology, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran

²Department of Systems Biology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

³Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran

⁴Department of Molecular Physiology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran
(Received: 09/12/2017, Accepted: 30/01/2018)

Abstract

To investigate the effects of drought stress on the water stress, osmotic adjustment and stay green of sorghum genotypes and their relationship with grain yield, a split-plot on randomized complete block design with three replications was conducted at the experimental field of Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran in 2015. The main factor included three treatments: control (irrigation after 60 mm evaporation from the surface evaporation pan), mild stress (routine irrigation until 50% flowering stage followed by irrigation after 120 mm evaporation from surface evaporation pan). Extreme stress (routine irrigation until 50% flowering stage and water holding after it) and five sorghum genotypes (Kimia, Sepideh, KGS15, KGS23 and KGS32) were considered as sub-plots. Samples were taken at 14, 21 and 28 days after 50% flowering stage. The results showed that drought stress significantly reduced leaf relative water content whereas increased canopy temperature in all genotypes and significantly increased osmotic adjustment in most genotypes under severe drought stress. Kimia and KGS23 genotypes were identified as the most tolerant genotypes based on the of grain yield, drought tolerance indice, leaf relative water content and osmotic adjustment. Additionally, KGS23 genotype with the highest chlorophyll content as a stay green phenotype was proved to cope with drought stress. There was a positive significant correlation between grain yield and leaf relative water content, weight of the thousand grains, chlorophyll content and negative and significant correlation with canopy temperature. The results of this study showed that in addition to the importance of water relations and osmotic adjustment, stay green was one of the most important process related to yield in terminal drought stress in drought tolerant genotypes of sorghum.

Key words: Canopy temperature, Drought tolerance indices, Grain yield, Chlorophyll, Leaf relative water content

*Corresponding author, Email: maryam.shahbazi@gau.ac.ir