



به زراعی کشاورزی

دوره ۱۷ ■ شماره ۳ ■ پاییز ۱۳۹۴
صفحه‌های ۷۷۳-۷۵۵

تأثیر تنش کم‌آبی بر برخی شاخص‌های سازگاری سلولی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای

معصومه قهرمانی^۱، علی عبادی^۲، قاسم پرمون^{۳*} و سودابه جهانبخش^۴

۱. کارشناس ارشد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل - ایران.
۲. دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل - ایران.
۳. دانشجوی دکتری، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل - ایران.
۴. دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل - ایران.

تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۳/۱۱/۱۴

تاریخ وصول مقاله: ۱۳۹۳/۰۹/۲۷

چکیده

به منظور بررسی تغییرات برخی شاخص‌های مهم سلولی چند ژنوتیپ سورگوم در شرایط کم‌آبی، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی، در گلخانه دانشگاه محقق اردبیلی در سال ۱۳۹۲ اجرا شد. تیمارهای آزمایش شامل تنش کم‌آبی در چهار سطح ۸۵، ۶۵، ۴۵ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی و سه ژنوتیپ سورگوم علوفه‌ای (KFS2، KFS6 و KFS17) بود. کم‌آبی موجب کاهش پتانسیل اسمزی، پایداری غشا و محتوای آب نسبی سلول‌ها در سطح ۱ درصد و همچنین کاهش عناصر پتاسیم، کلسیم و فسفر، و افزایش سدیم و در نهایت کاهش مقدار ماده خشک شد. اثر متقابل تنش در ژنوتیپ تنها بر مقدار پرولین، قندهای محلول، پایداری غشا، محتوای آب نسبی و ماده خشک معنادار بود. ژنوتیپ KFS2 بیشترین مقدار پرولین، قندهای محلول و عناصر غذایی و در نهایت بیشترین پتانسیل اسمزی، محتوای آب نسبی، پایداری غشا و مقدار ماده خشک در شدیدترین سطح تنش (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) را به خود اختصاص داد. در بین صفات اندازه‌گیری شده، پرولین و مقدار کلسیم بیشترین سهم را در پیش‌بینی پتانسیل اسمزی و پایداری غشا داشتند. این عوامل تأثیر مهمی در عملکرد ماده خشک نیز دارند. به‌طور کلی، هر ژنوتیپ از سازوکار متفاوتی برای مقابله با تنش استفاده می‌کند، ولی ژنوتیپی که بتواند از روش‌های سریع‌تر و کم‌هزینه‌تر استفاده کند، تحمل بیشتری در برابر تنش دارد و عملکرد ماده خشک بیشتری تولید می‌کند.

کلیدواژه‌ها: پتانسیل اسمزی، پرولین، عناصر غذایی، ماده خشک.

۱. مقدمه

سورگوم به دلیل مقاومت به شرایط نامساعد محیطی، در سطح وسیعی در جهان کشت می‌شود و از غلات اصلی برای کشاورزی دیم در مناطق نیمه‌گرمسیری نیز به‌شمار می‌رود [۳۷].

کم‌آبی یکی از عوامل تنش‌زا و محدودکننده تولیدات گیاهان زراعی است. علت اصلی تنش آب در گیاه افزایش تلفات آب، کافی نبودن جذب یا ترکیبی از هر دو عامل است [۲]. محتوای نسبی آب برگ، بهترین معیار وضعیت آبی گیاه است که تغییرات پتانسیل آب، تورژسانس و پتانسیل اسمزی به آن وابسته است [۳۰]. تنظیم اسمزی از مهم‌ترین سازوکارهای تحمل خشکی در گیاهان است و به‌واسطه کاهش پتانسیل اسمزی از طریق تجمع املاح و متابولیت‌های سازگاری در سلول‌های گیاه با حفظ فشار آماس سلول‌ها به توسعه سلولی و رشد گیاه در شرایط تنش کمک می‌کند [۲۴].

پرولین از مهم‌ترین متابولیت‌های سازگاری به تنش در گیاهان به‌شمار می‌آید [۳۱]. پرولین توانایی افزایش فعالیت‌های مختلف آنزیمی، پایداری ساختارهای غشاها و پروتئین‌ها، تنظیم پتانسیل اکسایشی و احیایی در شرایط تنش را دارد [۳۵]. قندهای محلول دسته دیگری از متابولیت‌های سازگارند. قندهای محلول سبب ممانعت از چسبندگی غشاها و مجاور در طول دوره تنش، نگهداری لیپیدها، پایداری پروتئین‌ها از طریق ایجاد پیوندهای هیدروژنی با دنباله‌های خطی پروتئین‌ها و تنظیم بیان ژن می‌شوند [۱۵]. در طی بروز تنش خشکی به‌علت افزایش غلظت املاح محلول در محیط ریشه و در نتیجه افزایش پتانسیل اسمزی خاک، از جذب عناصر غذایی کاسته می‌شود. جذب عناصری نظیر پتاسیم، کلسیم، فسفر و سدیم در شرایط تنش تغییر می‌کند. در هنگام تنش، مقدار سدیم افزایش می‌یابد و برای جلوگیری از سمیت آن، گیاه سعی می‌کند آن را خارج کرده یا در واکوئل ذخیره کند [۴۰].

نخستین بخشی که از تنش‌های محیطی صدمه می‌بیند، غشای سلولی است [۱۶]. آسیب به غشاها ضمن اثرگذاری بر نفوذپذیری انتخابی آنها، گرادیان الکتروشیمیایی لازم برای سنتز ATP را در کلروپلاست و میتوکندری متأثر می‌کند [۳۳]. در بررسی اثر تنش خشکی بر روی چهار رقم سورگوم مشخص شد که پایداری غشای پلاسمایی در بین ارقام مختلف متفاوت بود و با افزایش تنش کم‌آبی کاهش یافت. خشکی موجب افزایش تولید پرولین، قندهای محلول، آسکوربات و کاروتن در سورگوم دانه‌ای نیز شد [۳]. افزایش مقدار پرولین و فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز و مالون‌دی‌آلدئید در سورگوم در اثر خشکی نیز گزارش شده است [۵]. در طی تنش مقدار آسکوربات کل و احیا، پراکسیداسیون لیپیدها و پرولین افزایش و مقدار گلوکاتایون کل و احیا کاهش یافت [۱۲]. همچنین خشکی موجب کاهش عملکرد علوفه تر شد [۱]. خشکی همچنین سبب کاهش مقدار کلروفیل و افزایش کاروتن و کاهش عملکرد و ماده خشک سورگوم شد [۵]. هدف پژوهش حاضر، بررسی تأثیر تنش کم‌آبی بر برخی شاخص‌های سلولی و مقدار تولید ماده خشک ژنوتیپ‌های حساس و متحمل سورگوم علوفه‌ای بود.

۲. مواد و روش‌ها

آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار، در گلخانه دانشگاه محقق اردبیلی با موقعیت جغرافیایی ۳۸ درجه و ۲۵ دقیقه شمالی و ۴۸ درجه و ۳۰ دقیقه شرقی در ارتفاع ۱۵۰۰ متری از سطح دریا، در سال ۱۳۹۲ اجرا شد. تیمارهای آزمایش شامل تنش کم‌آبی در چهار سطح (۸۵، ۶۵، ۴۵ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی) و سه ژنوتیپ سورگوم علوفه‌ای (KFS17 و KFS6، KFS2) بود که تیمار ۸۵ و ۲۵ درصد ظرفیت زراعی به‌عنوان عدم تنش و تنش شدید در نظر گرفته شد. بذور سورگوم از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال

از نرم‌افزار اکسل صورت گرفت و برای تعیین معادلات رگرسیونی از نرم‌افزار مینی‌تب استفاده شد.

۳. نتایج و بحث

۳.۱. متابولیت‌های سازگاری

مقدار پرولین تحت تأثیر تنش کم‌آبی (در سطح ۱ درصد) و ژنوتیپ (در سطح ۵ درصد) قرار گرفت و بین آنها برهمکنش (در سطح ۵ درصد) معنادار مشاهده شد. مقایسه میانگین اثرهای متقابل نشان داد که با افزایش تنش کم‌آبی مقدار پرولین افزایش یافت و بیشترین مقدار پرولین (۱/۳۳ میکروگرم بر گرم وزن تر) به ۲۵ درصد ظرفیت زراعی (FC) در ژنوتیپ KFS2 و کمترین تجمع پرولین (۰/۵۲ میکروگرم بر گرم وزن تر) به ژنوتیپ KFS6 در تیمار شاهد (۸۵ درصد FC) تعلق داشت. تجمع پرولین در ژنوتیپ KFS2 در تنش شدید نسبت به شاهد بیش از دو برابر بود، درحالی که در ژنوتیپ KFS6 مقدار پرولین در تنش شدید (۲۵ درصد FC) در مقایسه با ژنوتیپ KFS2، ۲۲ درصد کاهش نشان داد (جدول ۱). در پژوهش‌های دیگر نیز به افزایش محتوای پرولین برگ برای اجتناب از تنش کم‌آبی اشاره شده است [۱۱].

سطوح بالای پرولین گیاهان را قادر می‌سازد تا در پتانسیل‌های کم‌آب، امکان جذب آب اضافی از محیط اطراف ریشه را داشته باشند و در نتیجه اثر فوری کمبود آب درون بافت گیاه مرتفع شود [۲۲]. تخریب پروتئین‌ها و انباشت برخی آمینواسیدهای آزاد و تولید پرولین از گلوتامیک اسید به‌منظور تنظیم اسمزی سلول، از دلایل تجمع پرولین در شرایط تنش است. کاهش جذب عناصر به‌ویژه پتاسیم موجب کاهش مقدار پروتئین می‌شود که در این شرایط تولید اسیدهای آمینه به‌ویژه پرولین افزایش می‌یابد [۴].

و بذر واقع در شهر کرج تهیه شد و ژنوتیپ‌ها براساس متحمل (KFS2)، نیمه‌متحمل (KFS6) و حساس (KFS17) به تنش انتخاب شد. بذور پس از ضدعفونی درون گلدان‌های ۱۰ لیتری با تراکم ۱۰ بوته در هر گلدان کشت شد و ظرفیت زراعی خاک به‌روش وزنی تعیین شد. به‌منظور آبیاری، گلدان‌ها روزانه به‌طور منظم وزن شده و با آب به حد ظرفیت زراعی مورد نظر رسانده شد و تنش در مرحله چهار تا پنج‌برگی اعمال شد و نمونه‌برداری برای اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیک در مرحله هفت‌برگی انجام گرفت. ماده خشک کل در پایان آزمایش تعیین شد. مقدار کود NPK نیز براساس آزمون تجزیه خاک به‌ترتیب ۱۰۰، ۵۰ و ۸۰ کیلوگرم در هکتار با برآورد مساحت هر گلدان به آنها افزوده شد. خاک استفاده‌شده دارای اسیدیته ۷/۸۸، شوری ۰/۶۲۵ دسی‌زیمنس بر متر، ۰/۶۲۰ درصد کربن آلی و همچنین ۱۷۰، ۸/۵ و ۰/۰۶ پی‌پی‌ام پتاسیم، فسفر و نیتروژن و بافت خاک از نوع لومی بود.

اندازه‌گیری قندهای محلول به‌روش اریگوئین و همکاران [۱۷]، مقدار پرولین به روش بیئتس و همکاران [۷] و مقدار سدیم، پتاسیم و کلسیم به‌روش بورگان با استفاده از دستگاه طیف‌سنج شعله‌ای اندازه‌گیری شد [۱۰]. همچنین اندازه‌گیری فسفر با استفاده از روش جونر انجام گرفت [۲۱].

پایداری غشا به‌روش سنوکا و همکاران [۳۴] و پتانسیل اسمزی نیز براساس هدایت الکتریکی تعیین شد [۱۹]. اندازه‌گیری محتوای نسبی آب به‌روش وزنی صورت گرفت [۳۸]. برای محاسبه مقدار ماده خشک از گیاهچه‌های باقی‌مانده، پنج بوته از هر گلدان برداشت شد و بعد از خشک کردن در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۴۸ ساعت متوسط وزن خشک هر بوته محاسبه شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS و مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون LSD در سطح احتمال ۵ درصد صورت گرفت. رسم نمودارها با استفاده

جدول ۱. میانگین اثرهای متقابل کم آبی در ژنوتیپ بر متابولیت‌های سازگاری، پایداری غشا، محتوای آب نسبی و ماده خشک سورگوم

ماده خشک (g per plant)	محتوای آب نسبی (%)	پایداری غشا (%)	قندهای محلول (mg/gFW)		پروتئین (mg/gFW)	تنش کم آبی (FC%)	ژنوتیپ
			پایداری غشا (%)	قندهای محلول (mg/gFW)			
۰/۸۶ ± ۰/۲۱۳ ^f	۷۹/۲۸ ± ۲/۲۱ ^{de}	۹۵/۲۵ ± ۰/۵ ^{ef}	۱/۹۱ ± ۰/۳ ^a	۱/۳۳ ± ۰/۰۴ ^a	۲۵		
۱/۵۵ ± ۰/۲۲۹ ^{de}	۸۷/۱۳ ± ۰/۶۸ ^{ed}	۹۵/۹۱ ± ۰/۳۱ ^{def}	۱/۱۵ ± ۰/۰ ^d	۰/۷۸ ± ۰/۰۳ ^c	۴۵	KFS2	
۳/۳۷ ± ۰/۲۳۳ ^{ab}	۹۰/۸۸ ± ۰/۶۸ ^c	۹۷/۶۸ ± ۰/۱۷ ^{abc}	۰/۷۹ ± ۰/۰۴ ^c	۰/۶۸ ± ۰/۰۶ ^{ode}	۶۵		
۴/۵۶ ± ۰/۰۷ ^a	۹۸/۵۷ ± ۰/۵۱ ^a	۹۸/۲۹ ± ۰/۲۴ ^a	۰/۶۳ ± ۰/۰۶ ^{efg}	۰/۵۷ ± ۰/۰۲ ^{fg}	۸۵		
۰/۷۱ ± ۰/۱۶۹ ^f	۷۷/۸۷ ± ۱/۲۴ ^{de}	۹۲/۴۵ ± ۰/۱۷ ^g	۱/۱۹ ± ۰/۰۸ ^{cd}	۱/۱۰ ± ۰/۰۳ ^{ab}	۲۵		
۱/۰۱ ± ۰/۳۰۲ ^{ef}	۸۴/۵۰ ± ۱/۱۱ ^{de}	۹۵/۵۳ ± ۰/۲۶ ^{cef}	۱/۱۰ ± ۰/۰۲ ^d	۰/۶۹ ± ۰/۰۴ ^{ode}	۴۵	KFS6	
۱/۶۶ ± ۰/۰۱۸ ^d	۸۸/۹۶ ± ۱/۰۵ ^{cd}	۹۶/۴۴ ± ۱/۳۰ ^{ode}	۰/۷۱ ± ۰/۱۴ ^{cef}	۰/۶۷ ± ۰/۰۵ ^{def}	۶۵		
۳/۲۳ ± ۰/۰۶۴ ^b	۹۵/۶۶ ± ۱/۴۱ ^b	۹۸/۲۶ ± ۰/۴۱ ^{ab}	۰/۴۷ ± ۰/۰۳ ^g	۰/۵۲ ± ۰/۰۲ ^g	۸۵		
۰/۸۱ ± ۰/۲۴۱ ^f	۷۰/۶۸ ± ۸/۲۱ ^c	۹۴/۹۱ ± ۰/۲۳ ^f	۱/۶۱ ± ۰/۰۹ ^b	۱/۱۹ ± ۰/۰۵ ^b	۲۵		
۱/۱۴ ± ۰/۲۲۷ ^{def}	۸۵/۵۱ ± ۰/۸۱ ^{de}	۹۵/۹۱ ± ۰/۰۳ ^{def}	۱/۳۸ ± ۰/۰۲ ^{bc}	۰/۷۷ ± ۰/۰۲ ^{od}	۴۵	KFS17	
۲/۲۷ ± ۰/۲۳۱ ^c	۸۸/۵۳ ± ۰/۲۰ ^{cd}	۹۶/۹۴ ± ۰/۴۸ ^{bcd}	۰/۷۱ ± ۰/۰۷ ^{ef}	۰/۶۷ ± ۰/۰۳ ^{def}	۶۵		
۴/۴۳ ± ۰/۰۰۸ ^a	۹۷/۶۱ ± ۰/۸۶ ^{ab}	۹۷/۷۸ ± ۰/۳۶ ^{ab}	۰/۵۲ ± ۰/۰۲ ^{fg}	۰/۵۹ ± ۰/۰۴ ^{efg}	۸۵		

در هر ستون، میانگین‌هایی که دارای حروف مشترک‌اند، براساس آزمون حداقل تفاوت معنادار در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معناداری ندارند.

در بین ژنوتیپ‌های استفاده‌شده، ژنوتیپ KFS2 با ۴۱ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک، بیشترین مقدار پتاسیم را به خود اختصاص داد و ژنوتیپ‌های KFS6 و KFS17 از نظر آماری تفاوتی معنادار نداشتند (جدول ۲). نتایج پژوهش حاضر با یافته‌های دیگر محققان مطابقت دارد [۶]. در طی بروز تنش خشکی به‌علت افزایش غلظت املاح در محیط ریشه و در نتیجه افزایش پتانسیل اسمزی خاک، از جذب عنصر غذایی تا حد زیادی کاسته می‌شود [۱۳].

اثر اصلی کم‌آبی و ژنوتیپ بر مقدار سدیم در سطح ۱ درصد معنادار شد. مقدار سدیم در طی تنش افزایش یافت، ولی با تشدید تنش دوباره روند نزولی پیدا کرد. بیشترین مقدار سدیم (۶/۲ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) از ۴۵ درصد ظرفیت زراعی به‌دست آمد (جدول ۲). همچنین مقایسه میانگین مربوط به ژنوتیپ‌ها نشان داد ژنوتیپ KFS2 با ۶/۸ میلی‌گرم سدیم بر گرم وزن خشک بیشترین و ژنوتیپ KFS17 با ۳/۸ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک کمترین مقدار سدیم را داشتند (جدول ۲). افزایش دما و تعرق در طی تنش می‌تواند سبب افزایش انتقال سدیم به قسمت‌های هوایی و کاهش جذب پتاسیم شود. از طرف دیگر، در شرایط تنش تبعیض غشای سلول به نفع پتاسیم و علیه سدیم کاهش می‌یابد [۲۴].

تأثیر تنش کم‌آبی بر مقدار فسفر نیز معنادار بود ($\alpha = 5\%$). مقدار فسفر طی تنش کم‌آبی کاهش یافت، به‌طوری‌که بیشترین مقدار آن (۲/۲۴ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) در ۸۵ درصد ظرفیت زراعی، و کمترین مقدار آن (۱/۵۹ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) مربوط به تنش شدید (۲۵٪ = FC) بود (جدول ۲). در تنش خشکی، کاهش سرعت انتشار فسفر از خاک به سطح ریشه نسبت به سایر عناصر غذایی به‌علت چسبندگی زیاد یون فسفات به ذرات رس بیشتر است [۲۵].

ژنوتیپ‌های مقاوم یونجه، واکنش سریع‌تر و بیشتری از نظر تجمع پرولین نسبت به گونه‌های حساس نشان دادند [۳۲]؛ بنابراین در کارهای اصلاحی، هم می‌توان از تجمع پرولین برای انتخاب گیاهان متحمل به تنش استفاده کرد [۱۸]. اثرهای اصلی و اثرهای متقابل کم‌آبی و ژنوتیپ بر مقدار تجمع قندهای محلول معنادار بود ($\alpha = 1\%$)، با تشدید تنش بر مقدار تجمع قندهای محلول افزوده شد. حداکثر انباشت قندهای محلول (۱/۹۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) را ژنوتیپ KFS2 در تنش شدید ۲۵ درصد ظرفیت زراعی، و حداقل آن (۰/۴۷ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) را تیمار شاهد (۸۵ درصد) و ژنوتیپ KFS6 به خود اختصاص دادند (جدول ۱). این نتایج با یافته‌های دیگر پژوهش‌ها مطابقت دارد [۲۸، ۱۱]. می‌توان گفت انباشت قندهای محلول در شرایط تنش، علاوه بر تأثیرهای فیزیولوژیک از نظر تأمین انرژی، می‌تواند سبب کاهش پتانسیل اسمزی سلول شده و از طریق تنظیم اسمزی موجب بالاتر نگه‌داشتن مقدار آب نسبی در ژنوتیپ متحمل به خشکی شود. افزایش قندهای محلول ناشی از توقف رشد یا سنتز این ترکیبات از مسیرهای غیرفتوسنتزی و همچنین تخریب قندهای نامحلول نیز سبب افزایش قندهای محلول می‌شود [۴].

۲.۳. عناصر غذایی

اثرهای اصلی تنش کم‌آبی و ژنوتیپ بر مقدار پتاسیم در سطح یک درصد معنادار بود. مقدار پتاسیم در تنش ملایم روند افزایشی داشت، به‌طوری‌که در ۶۵ درصد ظرفیت زراعی بیشترین (۴۳/۶ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) مقدار پتاسیم مشاهده شد، ولی تشدید تنش سبب کاهش مقدار آن شد. کمترین مقدار پتاسیم برگ‌ها (۳۱/۵۶ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) در ۲۵ درصد ظرفیت زراعی مشاهده شد (جدول ۲).

جدول ۲. میانگین اثرهای اصلی کم‌آبی و ژنوتیپ‌ها بر متابولیت‌های سازگاری، عناصر مغذی، پایداری غشا، پتانسیل اسمزی، محتوای آب نسبی و ماده خشک سورگوم علوفه‌ای

ماده خشک (g per plant)	محتوای آب نسبی (%)	محتوای اسمزی (Mp)	پتانسیل غشا (%)	پایداری غشا (%)	کلسیم (mg/gDW)	فسفر (mg/gDW)	سدیم (mg/gDW)	پتاسیم (mg/gDW)	قندهای محلول (mg/gFW)	پروتئین (mg/gFW)	تیمار
۰/۸۸ ± ۰/۰۴ ^c	۷۴/۳۱ ± ۳/۰۰ ^c	-۶/۲۹ ± ۰/۳۷ ^a	۹۴/۱۹ ± ۰/۴۴ ^d	۱/۵۷ ± ۰/۱۰ ^b	۱/۶۰ ± ۰/۱۹ ^b	۵/۷۹ ± ۰/۸۸ ^{ab}	۳۱/۳۳ ± ۲/۱۹ ^c	۱/۵۴ ± ۰/۱۱ ^a	۱/۲۱ ± ۰/۰۴ ^a	۲۵	
۱/۲۳ ± ۰/۱۱ ^{bc}	۸۵/۷۱ ± ۰/۵۹ ^b	-۴/۹۵ ± ۰/۲۲ ^b	۹۵/۷۹ ± ۰/۱۳ ^c	۲/۲۲ ± ۰/۱۵ ^{ab}	۱/۶۴ ± ۰/۱۰ ^b	۶/۱۰ ± ۰/۶۳ ^a	۳۵/۹۶ ± ۱/۴۰ ^b	۱/۲۱ ± ۰/۰۶ ^b	۰/۷۵ ± ۰/۰۲ ^b	۴۵	
۲/۴۴ ± ۰/۷۸ ^b	۸۹/۴۶ ± ۰/۵۱ ^{ab}	-۴/۲۲ ± ۰/۱۸ ^c	۹۷/۰۲ ± ۰/۴۳ ^b	۲/۶۳ ± ۰/۰۷ ^a	۱/۹۲ ± ۰/۲۱ ^{ab}	۵/۱۸ ± ۱/۱۵ ^b	۴۰/۳۳ ± ۱/۴۳ ^a	۰/۸۴ ± ۰/۰۲ ^c	۰/۶۷ ± ۰/۰۴ ^c	۶۵	
۴/۰۴ ± ۰/۲۳ ^a	۹۷/۲۸ ± ۰/۶۶ ^a	-۳/۱۷ ± ۰/۱۷ ^d	۹۸/۱۱ ± ۰/۱۹ ^a	۲/۱۸ ± ۰/۲۴ ^{ab}	۲/۲۵ ± ۰/۱۸ ^a	۵/۰۷ ± ۱/۲۲ ^b	۳۴/۰۳ ± ۲/۳ ^{ab}	۰/۵۴ ± ۰/۰۵ ^d	۰/۵۶ ± ۰/۰۲ ^d	۸۵	
ژنوتیپ‌ها											
۲/۵۹ ± ۰/۲۵ ^a	۸۸/۹۷ ± ۲/۱۶ ^a	-۴/۱۴ ± ۰/۳۲ ^b	۹۶/۷۸ ± ۰/۳۹ ^a	۲/۲۳ ± ۰/۱۵ ^a	-	۶/۶۲ ± ۰/۹۴ ^a	۳۹/۹۷ ± ۱/۴۳ ^a	۱/۱۲ ± ۰/۱۵ ^a	۰/۸۴ ± ۰/۰۹ ^a	KFS2	
۱/۶۵ ± ۰/۳۰ ^c	۸۶/۸۵ ± ۲/۰۲ ^{ab}	-۵/۳۸ ± ۰/۴۷ ^a	۹۵/۶۷ ± ۰/۷۰ ^b	۱/۸۵ ± ۰/۱۶ ^b	-	۶/۱۵ ± ۰/۵۶ ^a	۳۲/۹۳ ± ۲/۳۱ ^b	۰/۸۷ ± ۰/۰۹ ^b	۰/۷۸ ± ۰/۰۸ ^b	KFS6	
۲/۱۳ ± ۰/۴۳ ^{ab}	۸۴/۳۶ ± ۳/۸۰ ^b	-۴/۴۶ ± ۰/۳۰ ^b	۹۶/۳۸ ± ۰/۳۵ ^a	۲/۲۷ ± ۰/۱۹ ^a	-	۳/۸۳ ± ۰/۷۰ ^b	۳۳/۴۳ ± ۱/۹۷ ^b	۱/۰۳ ± ۰/۱۳ ^a	۰/۷۸ ± ۰/۰۶ ^b	KFS17	

در هر ستون، میانگین‌های دارای حروف مشترک، براساس آزمون حداقل تفاوت معنادار در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معناداری ندارند.

نتیجه آن، نفوذپذیری سلول افزایش می‌یابد که این امر سبب تراوش الکترولیت‌ها از سلول می‌شود. با افزایش جذب فسفر پایداری غشا نیز افزایش می‌یابد، زیرا فسفر در ساختمان فسفولیپیدهای غشا شرکت می‌کند و با کاهش جذب آن در شرایط تنش، از پایداری غشا کاسته می‌شود [۲۵].

نتایج پیش‌بینی پایداری غشا نشان داد مقدار فسفر و سدیم بیشترین سهم را در پیش‌بینی پایداری غشا دارند. تغییرات مقدار فسفر با پایداری غشا از نوع خطی است و افزایش فسفر می‌تواند موجب افزایش پایداری غشا شود. فسفر در ساختمان ATP به‌کار رفته است و هیدرولیز پیوسته این نوکلئوتید در غشای سلول لازمه حفظ نفوذپذیری انتخابی غشاست. تجمع سدیم در شرایط تنش موجب افزایش سمیت این عنصر می‌شود، بر ساختمان فسفولیپیدهای غشا اثر می‌گذارد و موجب کاهش پایداری آن می‌شود. رابطه تغییرات سدیم با پایداری غشا نیز تأثیر منفی این عنصر بر پایداری غشا را تأیید می‌کند (شکل ۱). متابولیت‌های سازگاری بر پایداری غشا نیز تأثیر گذارند، به طوری که افزایش مقدار پرولین و قندهای محلول برگ‌ها موجب کاهش پایداری غشای سلولی شد. در بین متابولیت‌ها مقدار پرولین بیشترین سهم را در پیش‌بینی پایداری غشا به خود اختصاص داد و تغییرات آن با پایداری غشا از نوع خطی بود (شکل ۲). در طی تنش مقدار سدیم افزایش می‌یابد و موجب سمیت در گیاه و آسیب رساندن به غشا و کاهش پایداری غشای سلولی می‌شود (شکل ۱). در این شرایط گیاه برای جلوگیری از سمیت سدیم، مبادرت به تولید برخی محلول‌های اسمولیت نظیر کربوهیدرات‌های محلول، اسیدهای آمینه، پرولین و گلیسین بتائین می‌کند و از این طریق موجب تنظیم اسمزی، تداوم اعمال حیاتی سلول و ایجاد شرایط لازم برای جلوگیری از جذب سدیم می‌شود [۲۴].

کلسیم برگ تحت تأثیر کم‌آبی (در سطح ۱ درصد) و ژنوتیپ (در سطح ۵ درصد) قرار گرفت (جدول ۱). مقدار کلسیم در سطوح ملایم تنش افزایش یافت (از ۲/۱۸ به ۲/۲۶ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک)؛ ولی تشدید تنش موجب کاهش مقدار آن به ۱/۵۶ میلی‌گرم بر گرم وزن خشک شد (جدول ۳). بین ژنوتیپ‌ها بیشترین مقدار کلسیم در ژنوتیپ KFS2 و KSF17 و کمترین آن در ژنوتیپ KFS6 مشاهده شد (جدول ۳). گیاهان از کلسیم برای رهایی از تنش شوری و خشکی استفاده می‌کنند. در هنگام تنش شوری نیز مقدار کلسیم سلولی افزایش می‌یابد که این افزایش آثار بازدارندگی از رشد توسط نمک را کاهش می‌دهد. در این حالت، کلسیم به‌عنوان یک پیام‌رسان ثانویه سبب انتقال سدیم به خارج سلول و ورود آن به واکوئل می‌شود [۲۷].

۳.۳. پایداری غشا

اثرهای اصلی تنش کم‌آبی و ژنوتیپ در سطح ۱ درصد بر پایداری غشا معنادار بود. همچنین برهمکنش کم‌آبی در ژنوتیپ نیز در سطح احتمال ۱ درصد معنادار شد (جدول ۱). با افزایش شدت تنش کم‌آبی از پایداری غشا کاسته می‌شود و نشی غشا افزایش می‌یابد. بیشترین پایداری غشا (۹۷/۸ درصد) در ژنوتیپ KFS2 و در تیمار بدون تنش (۸۵ درصد ظرفیت زراعی) و کمترین میزان این شاخص (۵۴/۵ درصد) در تنش شدید (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) و در ژنوتیپ KFS6 به‌دست آمد، درحالی که پایداری غشای ژنوتیپ KFS2 در همین سطح تنش (۲۵ درصد FC)، نسبت به ژنوتیپ KFS6 ۲۱ درصد بیشتر بود (جدول ۴). در مطالعات دیگر نیز کاهش پایداری غشا تحت تنش کم‌آبی گزارش شده است [۱۴، ۲۹]. تحت تنش کم‌آبی، غشای سلول در معرض تغییراتی از جمله افزایش نفوذپذیری و کاهش پایداری قرار می‌گیرد [۱۰] که در

جدول ۳. مدل‌های رگرسیونی پیش‌بینی مقدار ماده خشک به‌وسیلهٔ متابولیت‌های سازگاری، عناصر و خصوصیات دیگر سلول

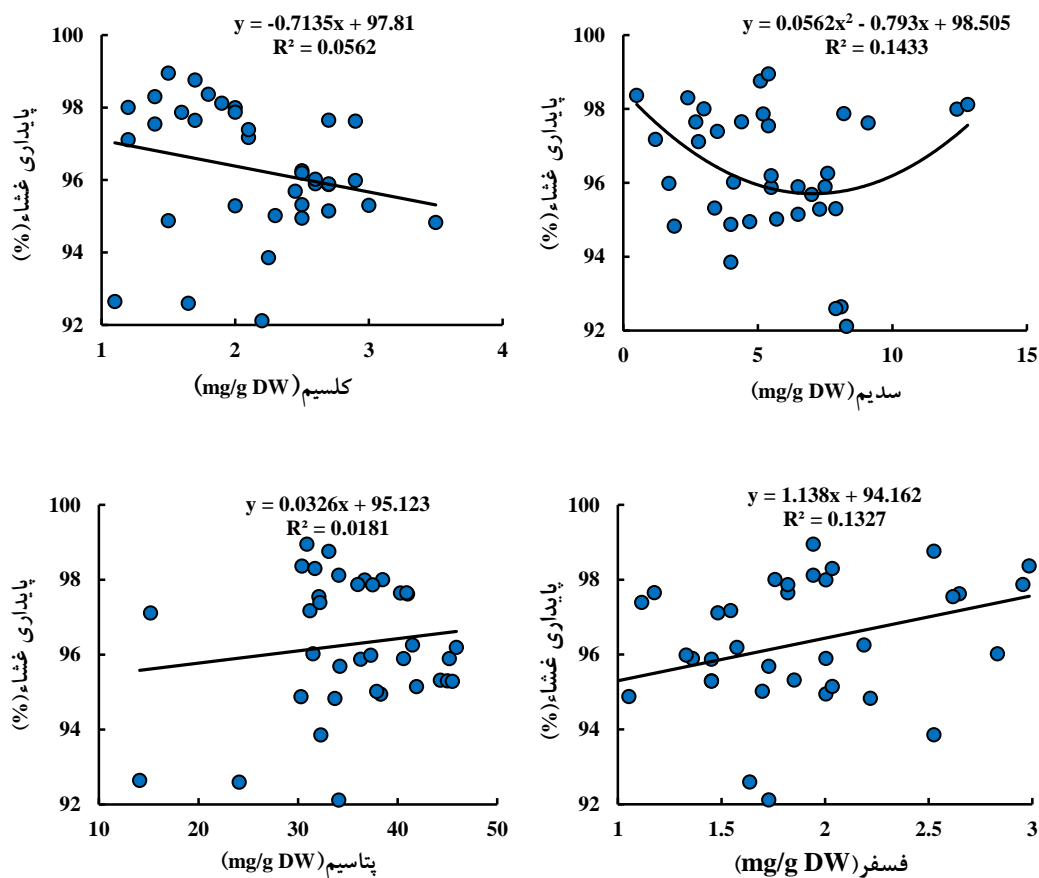
مدل	ضرایب رگرسیونی معادله				همبستگی	صفات وابسته
	b ₃	b ₂	B ₁	b ₀		
$Y = b_0 + b_1X$	ns	ns	-۰/۰۲۸۷	۳/۴۹۷	۰/۴۱	پتاسیم (mg/g DW)
$Y = b_0 + b_1X + b_2X^2$	ns	۰/۰۵۶	-۰/۸۳۷	۲/۰۴۳	۰/۲۰۳	سدیم (mg/g DW)
$Y = b_0 + b_1X$	ns	ns	۰/۹۶۴	۰/۳۳۱	۰/۱۵۲	فسفر (mg/g DW)
$Y = b_0 + b_1X$	ns	ns	-۱/۰۵۹	۲/۳۹۸	۰/۱۹۸	کلسیم (mg/g DW)
$Y = b_0 + b_1X + b_2X^2$	ns	۷/۹۳۵	-۱۸/۲۳	۱۱/۰۹	۰/۵۷۵	پروتئین (mg/g FW)
$Y = b_0 + b_1X + b_2X^2$	ns	۱/۹۱۵	-۶/۶۷۶	۶/۵۳	۰/۶۳۴	قندهای محلول (mg/g FW)
$Y = b_0 + b_1X + b_2X^2$	ns	۰/۱۳۶	-۲۵/۴۵	۱۱۹۰	۰/۷۶۷	پایداری غشا (%)
$Y = b_0 + b_1X$	ns	ns	۰/۶۷۸	-۱/۰۳۵	۰/۴۲۲	پتانسیل اسمزی (Mp)
$Y = b_0 + b_1X + b_2X^2$	ns	۰/۰۰۴۷	-۰/۶۶۰	۲۳/۰۵	۰/۸۵۷	محتوای آب نسبی (%)

تأثیر تنش کم‌آبی بر برخی شاخص‌های سازگاری سلولی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای

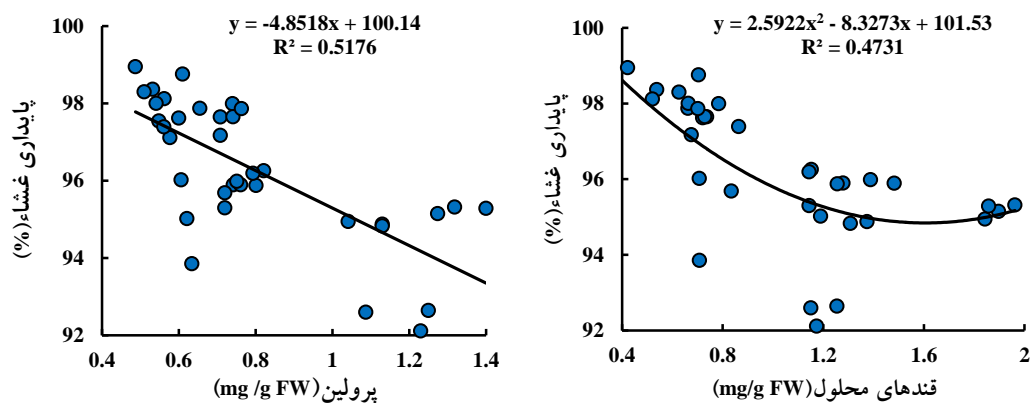
جدول ۴. نتایج همبستگی صفات اندازه‌گیری شده در ژنوتیپ KFS2 سورگوم علوفه‌ای

ماده خشک	محتوای آب نسبی	محتوای اسمزی	پتانسیل اسمزی	پایداری غشا	کلسیم	فسفر	سدیم	پتاسیم	قندهای محلول	پرویین	صفات
۱	۰/۹۱۵**	۱	۰/۹۴۸**	۱	۰/۸۹۷**	۰/۸۹۷**	۰/۸۹۷**	۰/۸۹۷**	۰/۸۹۷**	۰/۸۹۷**	پرویین
									۱	۰/۹۵۸**	قندهای محلول
									۰/۶۸۴*	۰/۶۵۵*	پتاسیم
							۱	-۰/۱۲۸	-۰/۲۱۴	-۰/۱	سدیم
						۱	۰/۲۹۰	-۰/۳۳۸	-۰/۰۲۴	۰/۰۰۹	فسفر
					۱	-۰/۲۸۳	۰/۰۲۲	۰/۵۷۷*	۰/۴۲۲	۰/۳۶۱	کلسیم
						۰/۲۲۵	۰/۱۲۹	-۰/۸۳۰**	-۰/۸۹۰**	-۰/۸۸۷**	پایداری غشا
						۰/۲۱۸	۰/۲۶۱	-۰/۸۳۰**	-۰/۹۱۹**	-۰/۸۵۵**	پتانسیل اسمزی
		۱	۰/۹۴۸**	۰/۸۸۳**	-۰/۵۹۱*	۰/۲۴۱	۰/۰۲۶	-۰/۷۵۵**	-۰/۹۰۲**	-۰/۹۰۵**	محتوای آب نسبی
			۰/۹۲۶**	۰/۹۸۲**	-۰/۶۴۶*	۰/۲۴۹	۰/۱۱۴	-۰/۸۱۷**	-۰/۸۸۷**	-۰/۸۸۵**	ماده خشک

* و **: به ترتیب، معناداری در سطح ۵ و ۱ درصد.



شکل ۱. نتایج رگرسیون تغییرات عناصر غذایی با پایداری غشای سلولی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای تحت تنش کم‌آبی

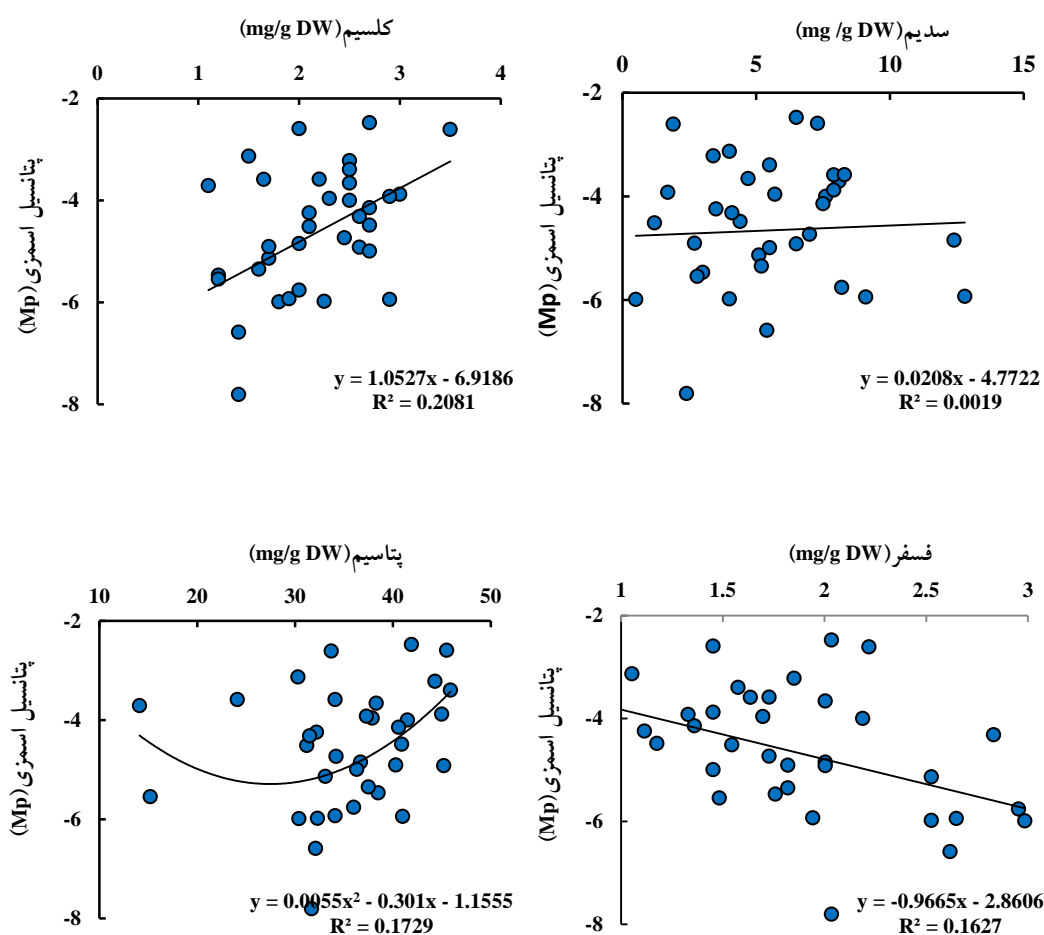


شکل ۲. نتایج رگرسیون تغییرات متابولیت‌های سازگاری با پایداری غشای سلولی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای تحت تنش کم‌آبی

۴.۳. پتانسیل اسمزی

تغییرات پتانسیل اسمزی طی اثرهای اصلی تنش کم آبی و ژنوتیپ‌های سورگوم در سطح احتمال ۱ درصد معنادار بود (جدول ۱). کم آبی سبب کاهش پتانسیل اسمزی شد. کمترین پتانسیل اسمزی ($-۶/۲۹$ Mpa) در تنش ۲۵ درصد ظرفیت مزرعه‌ای و بیشترین پتانسیل اسمزی ($-۳/۱۷$ Mpa) در سطح شاهد (۸۵ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) به دست آمد (جدول ۳). پتانسیل اسمزی بین ژنوتیپ‌های سورگوم نیز یکسان نبود. کمترین پتانسیل اسمزی ($-۵/۳۸$ Mpa) در ژنوتیپ KFS6 و بیشترین آن ($-۴/۱۴$ Mpa) در ژنوتیپ

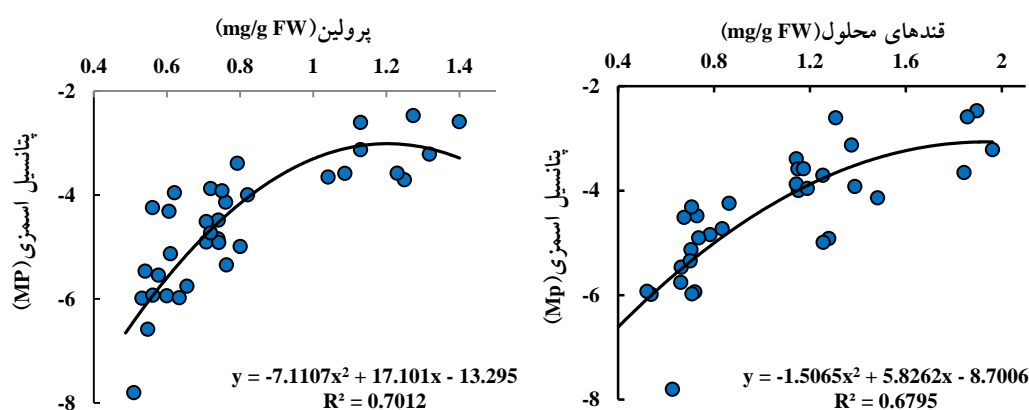
KFS2 مشاهده شد (جدول ۳). نتایج معادلات رگرسیونی نشان داد مقدار پتاسیم و کلسیم بیشترین سهم را در پیش‌بینی میزان پتانسیل اسمزی دارند. تغییرات مقدار کلسیم با پتانسیل اسمزی از نوع خطی است؛ این در حالی است که تغییرات پتاسیم و پتانسیل اسمزی از معادله درجه دوم تبعیت می‌کند. با توجه به شیب خط معادلات، افزایش کلسیم موجب افزایش پتانسیل اسمزی می‌شود، ولی با افزایش پتاسیم در ابتدا پتانسیل اسمزی کاهش می‌یابد. در سطوح بالای پتاسیم پتانسیل اسمزی دوباره افزایش پیدا می‌کند (شکل ۳).



شکل ۳. نتایج رگرسیون تغییرات عناصر غذایی با پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای تحت تنش کم آبی

آنزیم‌های هیدرولیزکننده افزایش می‌یابد. این آنزیم‌ها مقدار مواد محلول در سلول را، از طریق تجزیه مولکول‌های پلیمر ذخیره‌ای، افزایش و پتانسیل اسمزی را کاهش می‌دهند [۴۰]. نتایج معادلات رگرسیونی نشان داد که بین متابولیت‌های سازگاری و پتانسیل اسمزی همبستگی قوی وجود دارد و تغییرات آنها از معادله درجه دوم تبعیت می‌کند. در بین این متابولیت‌ها، پرولین بیشترین سهم را در پیش‌بینی پتانسیل اسمزی نشان داد. افزایش تولید متابولیت‌های سازگاری موجب افزایش پتانسیل اسمزی می‌شود (شکل ۴). افزایش متابولیت‌های سازگاری سبب می‌شود که سلول با حفظ توانایی جذب آب، فشار تورگر (آماس) خود را حفظ کند.

در طی تنش شوری، مقدار کلسیم سلولی افزایش می‌یابد که این افزایش آثار بازدارندگی رشد توسط شوری را کاهش می‌دهد. در واقع کلسیم به‌عنوان پیام‌رسان ثانویه سبب انتقال سدیم به خارج سلول یا ورود آن به واکوئل می‌شود [۲۸]. با توجه به اینکه طی کم‌آبی، تجمع سدیم در سلول افزایش می‌یابد و این امر موجب آسیب رساندن به پایداری غشا و کاهش پتانسیل اسمزی سلول می‌شود، کلسیم می‌تواند با خروج سدیم در تنظیم اسمزی تأثیر مهمی داشته باشد. مقایسه تنظیم اسمزی در ژنوتیپ‌های مختلف مقاوم به خشکی نشان داد ارقامی که ظرفیت تنظیم اسمزی زیادی دارند، پایداری عملکرد بهتری را در شرایط تنش نشان می‌دهند. در هنگام کمبود آب فعالیت برخی از



شکل ۴. نتایج رگرسیون تغییرات متابولیت‌های سازگاری با پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای تحت تنش کم‌آبی

کمترین آن (۶۵ درصد) در تنش ۲۵ درصد ظرفیت زراعی و ژنوتیپ KFS17 به‌دست آمد (جدول ۱). در پژوهش‌های دیگر نیز محتوای آب نسبی بر اثر تنش کاهش یافت [۶]. تنش موجب کاهش محتوای آب نسبی برگ و سطح برگ می‌شود و ژنوتیپ‌هایی که در شرایط تنش کم‌آبی، محتوای آب نسبی زیادی داشتند، از عملکرد بیشتری نیز برخوردار بودند [۲۹]. دلیل زیاد بودن RWC

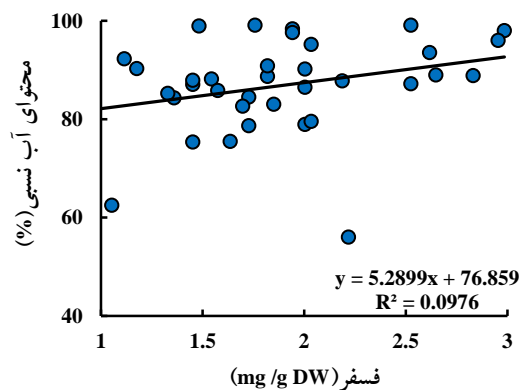
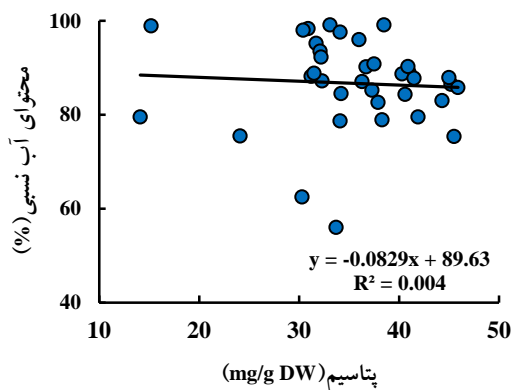
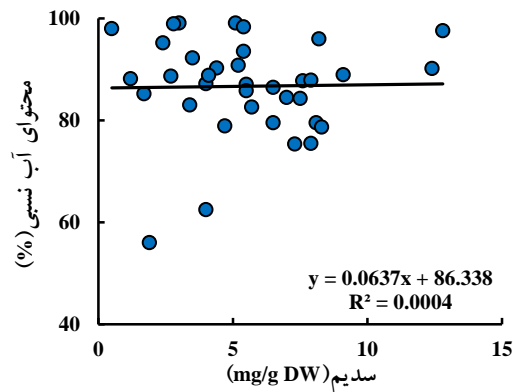
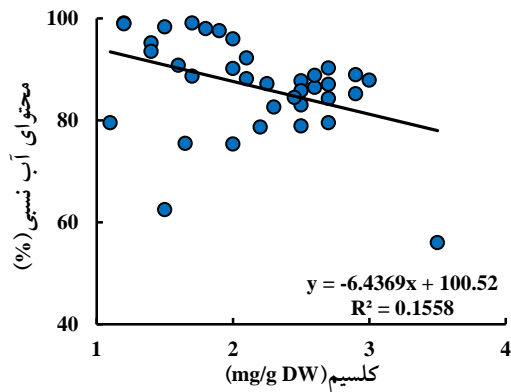
۵.۳. محتوای آب نسبی
اثرهای متقابل تنش کم‌آبی در ژنوتیپ‌های مختلف بر محتوای آب نسبی برگ تأثیر داشت (۵٪) (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین اثرهای متقابل نشان داد طی تنش، محتوای آب نسبی سلول کاهش می‌یابد، به‌طوری که بیشترین محتوای آب نسبی برگ (۹۸ درصد) در تیمار شاهد (۸۵ درصد ظرفیت زراعی) و در ژنوتیپ KFS2 و

تأثیر تنش کم‌آبی بر برخی شاخص‌های سازگاری سلولی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای

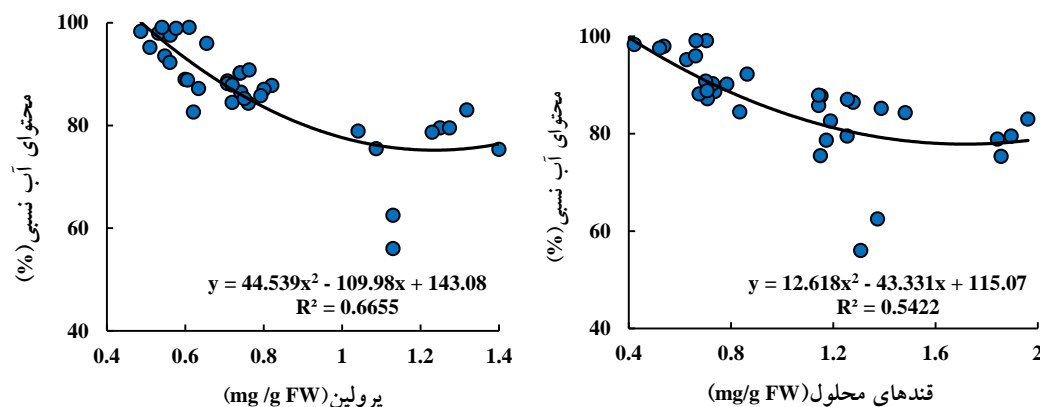
آب نسبی سلول به خود اختصاص داد. تغییرات مقدار کلسیم با محتوای آب نسبی سلول از نوع خطی بود و افزایش مقدار عنصر موجب کاهش آب سلول شد (شکل ۵). همچنین بین متابولیت‌های سازگاری، پرولین بیشترین سهم را در پیش‌بینی مقدار آب نسبی سلول داشت (شکل ۶). متابولیت‌های سازگاری و عناصر غذایی با تأثیر بر پایداری غشا و تنظیم اسمزی می‌توانند بر مقدار جذب آب توسط سلول‌ها مؤثر باشند.

برگ در ژنوتیپ متحمل به خشکی، ممکن است سازوکارهای کاهش‌دهنده تلفات آب از طریق روزنه‌ها یا جذب بیشتر آب از طریق توسعه ریشه‌ها باشد [۲۰]. کاهش رشد و فعالیت ریشه و افزایش تبخیر و تعرق از جامعه گیاهی از عوامل دخیل در کاهش RWC شناخته شده است [۳۶].

براساس نتایج معادلات رگرسیونی در بین عناصر غذایی مقدار کلسیم بیشترین سهم را در پیش‌بینی محتوای



شکل ۵. نتایج رگرسیون تغییرات عناصر غذایی با محتوای نسبی آب ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای تحت تنش کم‌آبی



شکل ۶. نتایج رگرسیون تغییرات متابولیت‌های سازگاری با محتوای آب نسبی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای تحت تنش کم‌آبی

۳.۶. ماده خشک

معادله درجه دوم بود؛ درحالی که بقیه عناصر با مقدار ماده خشک به صورت خطی تغییر نشان دادند.

همچنین مشاهده شد برخلاف خصوصیات سلولی که پرولین در مقایسه با قندهای محلول تأثیر بیشتری در پیش‌بینی به خود اختصاص داد، قندهای محلول ($R^2 = 0/634$) در مقایسه با مقدار پرولین ($R^2 = 0/575$) تأثیر بیشتری در تعیین مقدار ماده خشک داشت و تغییرات آن با ماده خشک از معادله درجه دوم تبعیت کرد. تأثیر بیشتر قندهای محلول در پیش‌بینی مقدار ماده خشک ممکن است به این علت باشد که قندهای محلول علاوه بر تأثیر تنظیم اسمزی، می‌توانند در حرکات روزنه‌ای مؤثر باشند و با تسهیل کربن‌گیری بر مقدار ماده خشک تولیدی تأثیر بگذارند. همچنین بیوسنتز پرولین می‌تواند ناشی از تأمین متابولیت α -گلوکوتارات توسط قندها باشد [۱۷]. بنابراین تأثیر بیشتر قندهای محلول در عملکرد در مقایسه با پرولین می‌تواند به تأثیر قندها بر تولید خود پرولین نیز مربوط باشد. محتوای آب نسبی و پایداری غشا نیز سهم زیادی در پیش‌بینی مقدار ماده خشک دارد. حفظ تورژسانس و لازمه تقسیم و رشد سلولی برای توسعه و رشد گیاه است که از طریق پایداری بیشتر غشا و آب نسبی زیاد فراهم می‌شود (جدول ۵). نتایج مقایسه میانگین‌ها نیز نشان داد

اثرهای اصلی ژنوتیپ و کم‌آبی در سطح ۱ درصد و اثر متقابل آنها در سطح ۵ درصد بر عملکرد ماده خشک معنادار بود. مقایسه میانگین اثرهای متقابل نشان داد، تنش کم‌آبی در حد ۴۵ درصد ظرفیت مزرعه‌ای، موجب کاهش ۶۶ درصد ماده خشک در ژنوتیپ KFS2 شد. این در حالی است که افت ماده خشک در ژنوتیپ KFS6 حدود ۶۸ درصد بود. بیشترین عملکرد ماده خشک (۵/۳۰ گرم بر بوته) در ژنوتیپ KFS2 و KFS17 در ۸۵ درصد ظرفیت زراعی و کمترین مقدار آن (۰/۷۰ گرم بر بوته)، در ژنوتیپ KFS6 در تنش ۲۵ درصد ظرفیت مزرعه‌ای به دست آمد (جدول ۱). این نتایج با یافته‌های دیگر مطالعات مطابقت دارد [۱]. علت کاهش علوفه در تنش‌های کم‌آبی را کاهش تعداد و ارتفاع ساقه و همچنین کاهش میزان فتوسنتز در اثر بسته شدن روزنه‌ها دانسته‌اند [۲۶]. همچنین ریزش برگ‌ها از جمله عوامل کاهش دهنده وزن خشک محسوب می‌شود که این امر می‌تواند به علت تحریک فعالیت آنزیم‌های دیواره‌ای از قبیل سلولاز و پلی‌گالاکتوروناز به هنگام کاهش محتوای آب نسبی سلول باشد [۲۲]. در بین عناصر مقدار سدیم ($R^2 = 0/203$) بیشترین سهم را در پیش‌بینی ماده خشک به خود اختصاص داد. تغییرات سدیم با ماده خشک از نوع

تأثیر تنش کم‌آبی بر برخی شاخص‌های سازگاری سلولی ژنوتیپ‌های سورگوم علوفه‌ای

شناخته می‌شود، پایداری غشا، پتانسیل اسمزی و محتوای آب نسبی سلول، بیشترین همبستگی را با مقدار پرولین، قندهای محلول و پتاسیم داشت (جدول ۴)؛ درحالی که در ژنوتیپ‌های KFS6 و KFS17 پایداری غشا، پتانسیل اسمزی و محتوای نسبی سلول تنها با مقدار پرولین و قندهای محلول دارای همبستگی معنادار بود (جدول‌های ۵ و ۶).

ژنوتیپ KFS2 با داشتن بیشترین مقدار متابولیت‌های سازگاری و پایداری غشای سلول، در نهایت بیشترین مقدار ماده خشک را نیز به خود اختصاص داد.

۳.۷. همبستگی صفات

نتایج نشان داد در ژنوتیپ KFS2 که ژنوتیپ متحمل

جدول ۵. نتایج همبستگی صفات اندازه‌گیری شده در ژنوتیپ KFS6 سورگوم علوفه‌ای

ماده	محتوای خشک	پتانسیل اسمزی	پایداری غشا	کلسیم	فسفر	سدیم	پتاسیم	قندهای محلول	پرولین	صفات
									۱	پرولین
								۱	۰/۷۱۶**	قندهای محلول
							۱	-۰/۱۰۳	-۰/۵۳۴	پتاسیم
						۱	-۰/۱۱۱	۰/۵۰۲	۰/۶۲۸*	سدیم
					۱	-۰/۳۰۳	۰/۶۶۱*	-۰/۶۱۶*	-۰/۷۰۷*	فسفر
				۱	۰/۴۴۳	۰/۳۳۹	۰/۷۴۰**	۰/۲۴۸	-۰/۱۷۳	کلسیم
			۱	-۰/۰۵۷	۰/۵۰۵	-۰/۴۷۴	۰/۴۴۵	-۰/۷۵۷**	-۰/۸۴۰**	پایداری غشا
		۱	۰/۸۳۶**	-۰/۲۱۹	۰/۵۴۰	-۰/۶۳۹*	۰/۱۸۰	-۰/۸۵۹**	-۰/۷۹۷**	پتانسیل اسمزی
	۱	۰/۹۵۳**	۰/۹۲۶**	-۰/۱۸۳	۰/۵۳۰	-۰/۶۳۳*	۰/۳۱۸	-۰/۸۴۹**	-۰/۸۳۳**	محتوای آب نسبی
۱	۰/۸۹۲**	۰/۹۵۹**	۰/۷۸۴**	-۰/۲۹۵	۰/۵۱۵	-۰/۵۵۴	۰/۰۷۱	-۰/۸۴۴**	-۰/۷۴۹**	ماده خشک

* و **: به ترتیب معنادار در سطح ۵ و ۱ درصد.

پرولین آن به قندهای محلول در شرایط تنش به زمان بیشتری برای واکنش نیاز دارد که این امر موجب افزایش تأثیرات تنش بر این ژنوتیپ شد. همچنین در ژنوتیپ‌های KFS2 و KFS17 پایداری غشا بیشترین همبستگی را با پتانسیل اسمزی داشت؛ ولی در ژنوتیپ KFS6 پایداری غشا بیشترین همبستگی را با محتوای آب نسبی سلول نشان داد. در ژنوتیپ KFS2 نیز به‌عنوان ژنوتیپ متحمل و با داشتن بیشترین ماده خشک تولیدی، پایداری غشا بیشترین همبستگی را با ماده خشک داشت (جدول‌های ۴ تا ۶).

پایداری غشا، پتانسیل اسمزی و محتوای نسبی سلول در ژنوتیپ KFS17 که ژنوتیپ نیمه‌متحمل است، بیشترین همبستگی را با مقدار پرولین نشان داد، درحالی که در ژنوتیپ KFS2 بیشترین همبستگی بین این صفات با مقدار قندهای محلول مشاهده شد (جدول‌های ۴ و ۵). از آنجا که پژوهش‌ها نشان داده است سنتز پرولین به سنتز قندهای محلول وابسته است و تأمین متابولیت α -گلوکوتارات توسط قندهای محلول موجب تشدید بیوسنتز اسید آمینه پرولین می‌شود، ژنوتیپ KFS17 به‌علت وابسته بودن تولید مقدار

معصومه قهرمانی و همکاران

جدول ۶. نتایج همبستگی صفات اندازه‌گیری شده در ژنوتیپ KFS17 سورگوم علوفه‌ای

ماده خشک	محتوای آب نسبی	پتانسیل اسمزی	ایداری غشا	پایداری غشا	کلسیم	فسفر	سدیم	پتاسیم	قندهای محلول	پتاسیم	پروترین	قندهای محلول	پروترین	صفات
۱	۰/۸۶۳**	۰/۸۸۵**	۰/۹۱۳**	۰/۵۶۱*	۰/۶۳۰*	۰/۵۶۱	۰/۱۰۲	۰/۴۳۵	۰/۸۴۹**	۰/۴۳۵	۰/۸۶۹**	۰/۸۴۹**	۰/۸۶۹**	ماده خشک
	۱	۰/۹۲۹**	۰/۸۲۰**	۰/۳۱۱	۰/۴۶۳	۰/۳۱۱	۰/۰۷۳	۰/۲۲۲	۰/۶۴۹*	۰/۲۲۲	۰/۹۳۶**	۰/۶۴۹*	۰/۹۳۶**	محتوای آب نسبی
		۱	۰/۸۹۶**	۰/۳۹۶	۰/۵۵۶	۰/۳۹۶	۰/۰۸۳	۰/۲۶۶	۰/۸۳۳**	۰/۲۶۶	۰/۸۶۷**	۰/۸۳۳**	۰/۸۶۷**	پتانسیل اسمزی
			۱	۰/۴۴۲	۰/۵۲۵	۰/۴۴۲	۰/۱۴۵	۰/۱۸۶	۰/۸۲۱**	۰/۱۸۶	۰/۸۴۱**	۰/۸۲۱**	۰/۸۴۱**	ایداری غشا
				۱	۰/۰۷۱	۰/۰۷۱	۰/۰۷۴	۰/۵۳۷	۰/۵۷۹*	۰/۵۳۷	۰/۳۷۳	۰/۵۷۹*	۰/۳۷۳	کلسیم
					۱	۰/۰۲۸	۰/۰۲۸	۰/۰۲۷	۰/۴۱۷	۰/۰۲۷	۰/۳۷۶	۰/۴۱۷	۰/۳۷۶	فسفر
						۱	۰/۰۲۸	۰/۳۵۰	۰/۲۷۱	۰/۳۵۰	۰/۰۶۷	۰/۲۷۱	۰/۰۶۷	سدیم
							۱	۰/۵۸۹*	۰/۲۶۸	۰/۵۸۹*	۰/۲۶۸	۰/۲۶۸	۰/۲۶۸	پتاسیم
								۱	۰/۸۷۰**	۰/۸۷۰**	۰/۸۷۰**	۰/۸۷۰**	۰/۸۷۰**	قندهای محلول
									۱	۰/۸۷۰**	۰/۸۷۰**	۰/۸۷۰**	۰/۸۷۰**	پروترین

* و **: به ترتیب معنادار در سطح ۵ و ۱ درصد.

۳.۸. نتیجه‌گیری

با توجه به نتایج مشاهده شد که تنش کم‌آبی موجب آسیب غشای سلولی (۴۴ درصد) و کاهش پتانسیل اسمزی (۵۰ درصد) و محتوای آب نسبی سلول‌های برگ سورگوم (۳۳ درصد) شد. همچنین تنش با ایجاد محدودیت در جذب آب موجب افزایش سدیم (۲۶ درصد) و کاهش بسیاری از عناصر (پتاسیم، فسفر و کلسیم) و در نهایت کاهش ۸۵ درصدی مقدار ماده خشک تولیدی در ژنوتیپ KFS2 و KFS17 شد. در این شرایط، گیاه با تولید متابولیت‌های سازگار نظیر پرولین و قندهای محلول و افزایش جذب برخی عناصر مانند پتاسیم و فسفر در جهت سازگاری بیشتر عمل کرد. ژنوتیپ‌هایی که قادر به تولید سریع‌تر و بیشتر متابولیت‌های سازگاری و همچنین با تبادلات بهتر عناصر بود، نسبت به کم‌آبی مقاومت بیشتری نشان دادند. در بین ژنوتیپ‌ها، KFS2 با دارا بودن بیشترین مقدار پرولین (۱/۳۳ میلی‌گرم بر گرم)، قندهای محلول (۱/۹۱ میلی‌گرم بر گرم) و پتاسیم (۳۹/۹۷ میلی‌گرم بر گرم) توانست بهتر از ژنوتیپ‌های دیگر تأثیرات تنش را تخفیف دهد و با تنظیم اسمزی بیشتر به محافظت از غشای سلولی و حفظ آب نسبی بیشتر در سلول نایل آید و عملکرد بیشتری تولید کند. همچنین در بین متابولیت‌های سازگاری، مقدار پرولین (ضریب تبیین ۰/۷۱ و ۰/۵۱) و در بین عناصر، کلسیم (ضریب تبیین ۰/۲۰۸ و ۰/۰۵۲) بیشترین تأثیر را در تنظیم اسمزی و پایداری غشا که از مهم‌ترین عوامل تولید (ماده خشک) به‌شمار می‌آیند بر عهده دارند و ژنوتیپ KFS2 با داشتن بیشترین مقادیر این صفات مقاوم‌ترین ژنوتیپ در این آزمایش شناخته شد.

منابع

۱. حاج‌حسینی اصل ن، مرادی مقدم آ، شیرانی راد اه، حسینی ن و رسایی فر م (۱۳۹۰) تأثیر تنش خشکی بر

- عملکرد و صفات زراعی، ارزن، ذرت و سورگوم در کشت مخلوط. تحقیقات کشاورزی. ۱: ۶۳-۷۴.
۲. حاجبی ا و حیدری شریف آبادی ه (۱۳۸۶) تأثیر خشکی بر رشد و گره‌زایی سه گونه شبدر. پژوهش و سازندگی در علوم کشاورزی و زراعت. ۱۸(۱): ۲۱-۱۳.
۳. ریحانی‌نیا ش، خزایی ح ر، کافی م و نظامی ا (۱۳۹۲) تأثیر تنش خشکی خاک و سطوح مختلف نیتروژن بر برخی خصوصیات بیوشیمیایی ارقام سورگوم دانه‌ای در شرایط گلخانه. علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای. ۱۴(۴): ۶۰-۱۴.
۴. قربانلی م و نیاکان م (۱۳۸۶). مطالعه تأثیر تنش خشکی بر قند محلول، پروتئین، پرولین، ترکیبات فنول و فعالیت آنزیم ردوکتاز در گیاه سویا. علوم دانشگاه تربیت معلم. ۵(۱): ۵۵۰-۵۳۷.
۵. موانی پ (۱۳۹۱) مطالعه تأثیر خشکی بر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و پرولین سورگوم. اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی. ۱: ۳۰-۲۴.

6. Bajji M, Lutts S and Kinet JM (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.
7. Bates IS, Waldern RP and Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil. 39: 205-207.
8. Blackman SA, Obendorf, RL and Leopold AC (1995) Desiccation tolerance in developing soybean seeds: The role of stress proteins. Plant Physiology. 93: 630-638.

9. Blokhina O, Virolainen E and Fagerstedt KV (2003) Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review. *Annales Botanici*. 91: 179-194.
10. Borgan JC (2006) Flame photometric determination of calcium in plants. *Science Food Agriculture*. 11: 446-449.
11. Dehqanzadeh H, Khajehpour MR, Heidari Sharif Abad H and Soleimani AS (2008) Effect of limited irrigation on the accumulation of proline, free soluble sugars and potassium in bread wheat cultivars. 10th Iran. Cong. Agronomy Plant Breed Science. 264-270.
12. Esfandiari E, Mahboob SA, Shakiba MR and Alyari H (2009) The role of antioxidant pool size and proline in membrane protection under drought. *Agronomy Science*. 2: 139-147.
13. Grattan SR and Grieve CM (1999) Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. *Science Horticulturae*. 78: 127-157.
14. Gunes A, Inal A, Adak MS, Bagci EG, Cicek N and Eraslan F (2008) Effect of drought stress implemented at pre-or post-anthesis stage on some physiological parameters as screening criteria in chickpea cultivars. *Russian Plant Physiology*. 55: 59-67.
15. Ho S, Chao Y, Tong W and Yu S (2001) Sugar coordinately and differentially regulates growth and stress-related gene expression via a complex signal transduction network and multiple control mechanisms. *Plant Physiology*. 46: 281-285.
16. Hoque A and Arima S (2000) Evaluation of salt damage through cell membrane stability monitored by electrolyte leakage in water chestnut (*Trapa* sp.). *Bull Faculty of Agriculture, Saga uni*. 85: 141-146.
17. Irigoyen JJ, Emerich DW and Sanchez-Diaz M (1992) Alfalfa leaf senescence induced by drought stress: photosynthesis, hydrogen peroxide metabolism, lipid peroxidation and ethylene evolution. *Physiology Planetarium*. 84: 67-72.
18. Jaleel CA, Manivannan P, Sankar B, Kishorekumar A, Gopi R, Somasundaram R and Panneerselvam R (2007) Water deficit stress mitigation by calcium chloride in *Catharanthus roseus*; effects on oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation. *Colloids Surf. B: Biointerfaces*. 60: 110-116.
19. Janardhan KV and Krishnamorthy V (1975) A rapid method for determination of osmotic potential of plant. *Cell Curren Science*. 44: 390-391.
20. Jiang Y and Huang B (2001) Osmotic adjustment and root growth associated with drought pre-conditioning enhanced heat tolerance in Kentucky bluegrass. *Crop Science*. 41: 1168-1173.
21. Jones HG (2001) Drought tolerance and water use efficiency. In water deficits, A.C.H. Griffiths. 193-219.
22. Karamanos AJ (1978) Water stress and leaf growth of field beans (*Vicia faba* L.) in the field: leaf number and total leaf area. *Annales Botanici*. 42: 1393-1402.
23. Kummer SG, Matta Reddy A and Sudhakar C (2003) NaCl effects on proline metabolism in two high yielding genotypes of mulberry with contrasting salt tolerance. *Plant Science*. 165: 1245-1251.
24. Mansour MMF, Salama KH, Ali FZM and Abou Hadid AF (2005) Cell and plant responses to

- NaCl in *Zea Mays* L. cultivars differing in salt tolerance. General and Applied Plant Physiology. 31: 29-41.
25. Marschner H (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Academic Press. Ltd. London. 156-163.
26. Martens D (2007) Management of drought stressed alfalfa, [Online]. Available at <http://www.Co.Stearns.Mn.Us/ldocuments/E×T07242007WC.Pdf>.
27. Meloni DA, Oliva MA, Ruiz HA and Martinez CA (2002) Contribution of proline and inorganic solutes to osmotic adjustment in cotton under salt stress. Plant Nutrition. 24: 599-612.
28. Mohsenzade S, Malboobi MA, Razavi K and Farrahi Ashtiani S (2006) Physiological and molecular responses of *aeluopus lagopoides* (poaceas) to water deficit. Environmental and Experimental Botany. 56: 374-322.
29. Paknejad F, Nasri M, Tohidi Moghadam HR, Zahedi H and Jami Alahmad M (2007) Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. Biological Science. 7: 841-847.
30. Pantuwan G, Fulkai S, Cooper M, Rajatasereekul S and Otoole JC (2002) Yield response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to drought under rainfed lowland: 3. Plant factors contributing to drought resistance. Field Crop Reserch. 73: 181-200.
31. Rahnama H and Ebrahimzadeh H (2004) The effect of NaCl on proline accumulation in potato seedlings and calli. Physiology Plantarum. 26: 263-270.
32. Safarnejad A (2004) Characterization of somaclones of alfalfa (*Medicago sativa* L.) for drought tolerance. Agriculture Science Technology. 6: 121-127.
33. Sairam RK, Rao KV and Srivastava GC (2002) Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. Plant Science. 163: 1037-1046.
34. Saneoka H, Moghaieb REA, Premachandra GS and Fujita K (2004) Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relation in *Agrostis pabustris* Huds. Environmental and Experimental Botany. 52: 131-138.
35. Szabados L and Savoure A (2009) Proline: a multifunctional amino acid. Trends in Plant Science. 15: 89-97.
36. Tarumingkeng RC and Coto Z (2003) Effects of drought stress on growth and yield of soybean. Kisman, Science Philosophy PPs 702, Term paper, Graduate School, Borgor Agricultural University (Institute Ppertianian Bogor).
37. Thakur M and Sharma AD (2005) Salt stress and phytohormone (ABA) Induced changes in germination, sugars and anzymes of carbohydrate metabolism in *Sorghum bicolor* L. Moench seeds. Agriculter Social Science. 1: 89-93.
38. Weatherley PE (1995) Studies in water relation of cotton plants, the field measurement of water deficit in leaves. New Phytology. 49: 81-87.
39. Woodfield DR and Caradus JR (1997) Adaptation of white clover to moisture stress. Proceeding of the New Zealand Grassland Association. 48: 143-149.
40. Yassen BY and Jurgees JA (1998) The response of sugar beet leaf growth and its ionic composition to sodium chloride. Agricultural. Water Resources. 7: 47-59.

