نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۵، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۶، ص. ۶۹۰-۶۷۶

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 15, No. 3, Fall. 2017, p. 676-690

بررسی اثر تنش خشکی در مراحل مختلف رشد بر عملکرد دانه، تجمع اسمولیت‌ها و رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی در ژنوتیپ‌های سورگوم دانه‌ای (*Sorghum bicolor* L.)

علی آذری نصرآباد[1*]- سید محسن موسوی نیک[2]- محمد گلوی[3]- سید علیرضا بهشتی[4]- علیرضا سیروس مهر[5]

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۱۰/۱۲
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۰۶/۱۰

چکیده

یکی از مهم‌ترین راهبردهای گیاهان در پاسخ به تنش‌های غیرزنده ازجمله خشکی، تجمع مواد محلول آلی سازگار است. به‌منظور بررسی اثر تنش خشکی بر عملکرد، اجزای عملکرد دانه و برخی صفات بیوشیمیایی در ژنوتیپ‌های سورگوم دانه‌ای، آزمایشی به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در سال ۱۳۹۳ در مزرعه مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خراسان جنوبی اجرا شد. تیمارهای تنش خشکی شامل آبیاری متداول (شاهد)، قطع آبیاری در مرحله رشد رویشی (مرحله رؤیت آخرین برگ به‌صورت لوله‌ای) و قطع آبیاری در مرحله رشد زایشی (۵۰ درصد بوته‌ها در مرحله آغاز گلدهی) به‌عنوان عامل اصلی و ۱۰ ژنوتیپ سورگوم دانه‌ای شامل: KGS29، MGS2، KGS33، سپیده، KGFS27، MGS5، KGFS5،KGFS17، KGFS13 و KGFS30 به‌عنوان عامل فرعی در نظر گرفته شدند. نتایج نشان داد که تنش خشکی تأثیر منفی معنی‌داری بر عملکرد دانه، وزن هزار دانه و تعداد دانه در پانیکول داشته است. ژنوتیپ‌های موردمطالعه نیز از نظر تمام صفات مورد بررسی تفاوت آماری معنی‌دار داشتند که حاکی از وجود تنوع بالا در بین ژنوتیپ‌ها بود. تنش خشکی سبب کاهش محتوای کلروفیل و کاروتنوئیدها و افزایش محتوای کربوهیدرات‌های محلول و پرولین آزاد و نیز درصد قند ساقه (Brix) گردید. از نظر عملکرد دانه ژنوتیپ KGFS13 با میانگین عملکرد ۵۰۶۰ کیلوگرم در هکتار و پس از آن ژنوتیپ KGFS17 قرار گرفت. مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی از نظر محتوای پرولین برگ نشان می‌دهد که ژنوتیپ KGSF17 در تیمار تنش خشکی متوسط، بالاترین میزان و ژنوتیپ‌های MGS5 و MGS2 در شرایط آبیاری متداول به‌طور مشترک کمترین میزان پرولین را دارا بودند. درمجموع نتایج نشان می‌دهد که تجمع پرولین و کربوهیدرات‌های محلول و درصد قند ساقه، در اثر تنش خشکی افزایش و رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی کاهش پیدا می‌کند.

واژه‌های کلیدی: پرولین آزاد، رشد زایشی، قطع آبیاری، کربوهیدرات‌های محلول

مقدمه

تنش خشکی از مهم‌ترین فاکتورهای محدودکننده رشد و تولید گیاهان محسوب می‌شود و منجر به کاهش بیش از ۵۰ درصدی در میانگین تولید اکثر محصولات در سرتاسر جهان می‌شود (Lata *et al*., 2011). مقاومت گیاهان به تنش خشکی به علت پیچیده بودن اثرات متقابل بین فاکتورهای تنش و نیز تنوع پدیده‌های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی مؤثر بر رشد و نمو گیاه بسیار پیچیده است و بنابراین شناخت آثار تنش خشکی در گیاهان ضروری به نظر می‌رسد (Hui-Ping *et al*., 2012). در حین کمبود آب، حفظ پتانسیل آب گیاه برای ادامه رشد ضروری است و می‌تواند از طریق مکانیسم‌های تنظیم اسمزی ناشی از تجمع محلول‌های سازگار نظیر پرولین و هیدرات‌های کربن در سیتوپلاسم به‌دست آید (Ajithkumarand and Panneerselvam, 2013).

پاسخ گیاهان زراعی به تنش خشکی از جنبه‌های بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و زراعی موضوع بحث مقالات زیادی بوده است

۱- استادیار، بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خراسان جنوبی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، بیرجند، ایران
۲، ۳ و ۵- به‌ترتیب دانشیار، استاد و استادیار گروه زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
۴- دانشیار، بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مشهد، ایران
(*- نویسنده مسئول: Email: Azari_ali2003@yahoo.com)
DOI: 10.22067/gsc.v15i3.52683

(Subbarao *et al*., 2000). بخشی از این پژوهش‌ها، رهیافت‌های اصلاح نباتاتی را برای بهبود صفات مقاومت به خشکی دنبال کرده‌اند، همچون تجمع اسیدهای آمینه و اسیدهای چرب، تنظیم اسمزی، پیچش برگ و ریخت‌شناسی ریشه ازجمله این مطالعات می‌باشند. اخیراً نیز به نقش پروتئین‌هایی که در شرایط تنش رطوبتی ساخته می‌شوند توجه خاصی شده است (Subbarao *et al*., 2000).

تنظیم اسمزی در گیاهان به‌واسطه تجمع مواد محلول سازگار یا متابولیت‌ها حاصل می‌شود. این ترکیبات به‌دلیل عدم‌مداخله در واکنش‌های عادی متابولیکی گیاه به‌عنوان متابولیت‌های سازگار یا مکمل شناخته می‌شوند که در گیاهان متحمل به تنش به‌طور طبیعی تجمع می‌یابند. انباشت این متابولیت‌ها ازنظر ارزش سازگاری یا غیر سازگاری در برابر تنش مورد بحث است. تجمع پرولین، قندهای محلول و سایر متابولیت‌ها که در تنظیم اسمزی دخالت می‌کنند از گیاهان مختلفی گزارش‌شده است (Liu *et al*., 2004).

نتایج مطالعات در سورگوم (*Sorghum bicolor* L.) نشان می‌دهد که جذب آب بیشتر در این گیاه درنتیجه تنظیم اسمزی مناسب و سیستم ریشه‌ای نسبتاً گسترده است. در گیاهان متحمل به خشکی ازجمله سورگوم، برگ‌های پایینی از بین می‌روند درحالی‌که برگ‌های جوان در وضعیت آماس کامل و شاداب باقی می‌مانند. این برگ‌ها دارای هدایت روزنه‌ای، نرخ تثبیت کربن و تنظیم اسمزی مناسبی هستند. تنظیم اسمزی به‌عنوان یک سازوکار مناسب اجتناب از تنش محتوی آب سلولی را حفظ می‌کند و گزارش‌های متعددی در گیاهان زراعی مختلف ازجمله سورگوم حاکی از همبستگی مثبت و معنی‌دار بین مقادیر بالای تنظیم اسمزی و تولید عملکرد بیولوژیک در شرایط تنش خشکی است و تنظیم اسمزی موجب حفظ محتوی نسبی آب برگ و نیز پتانسیل آبی پایین برگ می‌شود، به نظر می‌رسد که این سازوکار رشد گیاه را تضمین می‌کند (Schaffert *et al*., 2011).

محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی ازجمله کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها که در تبدیل انرژی نورانی به انرژی شیمیایی حائز اهمیت هستند تحت تأثیر خشکی تغییر می‌کند (Jaleel *et al*., 2009). این تغییرات به‌نوعی می‌تواند در انجام فتوسنتز محدودیت‌هایی ایجاد کند که اثر مستقیم خشکی بر بسته شدن روزنه‌ها، تبادلات گازی و فتوسنتز را پیچیده‌تر می‌سازد. کاهش غلظت کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها در قدم اول همراه با تولید مولکول‌های فعال اکسیژن (ROS) است (Reddy *et al*., 2004). درواقع تنش خشکی در طول دوره پر شدن دانه با محدودیت روابط آبی و فتوسنتز، تبدیل ذخایر ساقه به قندهای محلول و انتقال مجدد آن‌ها به دانه‌ها را القاء می‌کند (Blum, 2008).

تحت شرایط تنش خشکی یا شوری شدید، گیاهان به‌طور کامل رشد را متوقف می‌کنند و ترکیبات محلول را در سلول به‌منظور حفظ حجم و آماس سلول در برابر پسابیدگی انباشته می‌کنند. تنظیم اسمزی در ساقه‌ها، برگ‌ها و ریشه‌ها و میوه‌ها مشاهده‌شده است (Nonami, 1998; Patakas *et al*., 2002).

پرولین در گیاهان در خلال سازگاری به انواع تنش‌های محیطی نظیر خشکی، شوری، گرما، کمبود عناصر غذایی و تماس با فلزات سنگین و اسیدیته بالا، تجمع می‌یابد (Oncel *et al*., 2000). نقش اصلی پرولین احتمالاً کاهش پتانسیل اسمزی نبوده، بلکه محافظت از آنزیم‌ها در برابر پسابیدگی و تجمع نمک است (Thomas, 1990).

محتوای کلروفیل یکی از فاکتورهای مهم و مؤثر بر قابلیت فتوسنتزی است. کاهش یا عدم تغییر در محتوای کلروفیل گیاه تحت شرایط تنش خشکی در گونه‌های مختلف گیاهی مشاهده‌شده است و شدت این کاهش بستگی به میزان تنش و مدت آن دارد (Jagtap *et al*., 1998; Rensburg and Kruger, 1994).

محتوای کلروفیل برگ شاخصی از قابلیت فتوسنتزی بافت‌های گیاهی است (Nageswara *et al*., 2001; Wright *et al*., 1994). در گزارشی بیان شد که تنش خشکی اثری بر محتوای کلروفیل برگ ذرت نداشته است و نتیجه گرفتند که کاهش در فشار تورگر ناشی از کمبود آب، منجر به تغییر در مقدار تشعشع قرمز دور و تشعشع عبور کرده از برگ شد. به‌عبارت‌دیگر انعکاس نور در اثر تنش خشکی افزایش می‌یابد (Schlemmer *et al*., 2005).

مشخص گردیده که در بین مکانیسم‌های متنوع، تنظیم اسمزی، آبسیسیک اسید و القای دهیدرین‌ها می‌تواند مقاومت در برابر خسارت‌های خشکی را به‌وسیله نگهداری پتانسیل بالای آب بافت ایجاد کند (Turner *et al*., 2001). با تجمع مواد محلول، پتانسیل اسمزی سلول کاهش می‌یابد، که آب را به داخل سلول جذب می‌کند و به حفظ آماس (تورگر) کمک می‌کند. حفظ تورگر، علی‌رغم کاهش حجم آب برگ ثابت است.

تنظیم اسمزی به حفظ تعادل آب سلول با تجمع فعال مواد محلول در سیتوپلاسم کمک می‌کند، بنابراین اثرات مضر خشکی را به حداقل می‌رساند (Morgan, 1990).

تنظیم اسمزی یک صفت مهم در تأخیر خسارت پسابیدگی در محیط‌های با محدودیت آب به‌وسیله حفظ مداوم آماس سلول و فرآیندهای فیزیولوژیکی به‌شمار می‌رود (Taiz and Zeiger, 2006).

تنظیم اسمزی همچنین جابه‌جایی بهتر کربوهیدرات‌های قبل از گرده‌افشانی را در خلال پر شدن دانه تسهیل می‌نماید (Subbarao *et al*., 2000). در حالی‌که حفظ آماس (تورگر) منجر به رشد و فتوسنتز زیادتر می‌شود (Subbarao *et al*., 2000; Ludlow and Muchow, 1990).

یکی از شایع‌ترین راهبردهای مقاومت به تنش در گیاهان، تولید فراوان انواع متفاوتی از مواد محلول آلی سازگار است (Serraj and Sinclair, 2002). مواد محلول سازگار، مواد با وزن مولکولی پایین

می‌باشند و ترکیبات با حلالیت بالا هستند که غالباً حتی در غلظت‌های بالا در سیتوسول، غیر سمی هستند. به‌طور کلی، ترکیبات آلی یادشده گیاهان را از طریق روش‌های مختلف نظیر شرکت در تنظیم اسمزی، غیر سمی کردن گونه‌های اکسیژن فعال، پایداری غشاء و ساختار طبیعی آنزیم‌ها و پروتئین‌ها در برابر تنش خشکی حفظ می‌کنند (Zhu, 2002).

تنظیم اسمزی شامل انباشت (تجمع) تعدادی از مولکول‌ها یا یون‌های فعال اسمزی شامل قندهای محلول، الکل‌های قندی، پرولین، گلایسین بتائین، اسیدهای آلی، کلسیم، پتاسیم و یون‌های کلرید هستند. تحت شرایط تنش خشکی و درنتیجه تجمع املاح، پتانسیل اسمزی سلول کاهش می‌یابد، که آب را به داخل سلول جذب کرده و به حفظ آماس (تورگر) کمک می‌کند. به‌وسیله تنظیم اسمزی، اندامک‌ها و فعالیت‌های سیتوپلاسمی در یک حد نرمال اتفاق می‌افتد و به گیاهان در زمینه انجام بهتر رشد، فتوسنتز و تسهیم آسیمیلات‌ها به دانه در حال پر شدن کمک می‌کند (Ludlow and Muchow, 1990; Subbarao *et al*., 2000).

از بین این مواد محلول، پرولین یکی از مهم‌ترین ترکیبات محلول سیتوسول است و تجمع آزاد آن، یک پاسخ شایع در گیاهان عالی، جلبک‌ها و باکتری‌ها به کاهش پتانسیل آب است (Zhu, 2002). سنتز پرولین در برگ‌ها در پتانسیل پایین آب، به‌وسیله ترکیب افزایش بیوسنتز و کاهش اکسیداسیون در میتوکندری انجام می‌گردد. علی‌رغم برخی مخالفت‌ها و تناقض‌ها، نقش‌های فیزیولوژیکی متعددی برای پرولین آزاد در نظر گرفته‌شده است شامل پایداری ماکرومولکول‌ها، مخزنی برای ردوکتانت‌های اضافی و ذخیره‌ای از کربن و نیتروژن برای استفاده پس از کمبود آب (Zhu, 2002).

محتوای پرولین تحت شرایط تنش خشکی در ارقام نخود افزایش پیدا کرد (Alexieva *et al*., 2001). در ارقام پتونیای (*Petunia hybrida* cv. Mitchell) مقاوم به خشکی گزارش‌شده است که پرولین آزاد را در شرایط تنش خشکی انباشت می‌کنند که به‌عنوان یک محافظ اسمزی عمل کرده و مقاومت به تنش خشکی را القا می‌کند (Yamada *et al*., 2005). در تحقیقی، محققین دریافتند که با اعمال تنش خشکی شدید در گندم، محتوای کلروفیل برگ به‌طور معنی‌داری کاهش پیدا کرد (Fotovat *et al*., 2007). در تحقیقی، محتوای کلروفیل و کاروتنوئیدها در ژنوتیپ‌های پنبه با القای تنش خشکی در مقایسه با شاهد کاهش پیدا کرد و هنگام رفع تنش خشکی محتوای کاروتنوئیدها در ژنوتیپ‌های پنبه افزایش پیدا کرد (Kumar *et al*., 2007).

این تحقیق به‌منظور بررسی اثر تنش خشکی در مراحل مختلف رشد بر عملکرد و اجزای آن و برخی ویژگی‌های بیوشیمیایی شامل میزان انباشت پرولین، کربوهیدرات‌های محلول و میزان رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی در ژنوتیپ‌های سورگوم دانه‌ای اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

آزمایش به‌منظور تعیین اثر تنش خشکی بر عملکرد و برخی خصوصیات بیوشیمیایی در ژنوتیپ‌های سورگوم دانه‌ای در سال ۱۳۹۳ در مزرعه تحقیقاتی مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خراسان جنوبی (عرض جغرافیایی ۳۲ و ۵۲ و طول جغرافیایی ۵۹ و ۵۸ و ۱۳۸۱ متر ارتفاع از سطح دریا) انجام گردید. اقلیم منطقه معتدل خشک بوده، میانگین بارندگی سالیانه ۱۴۷ میلی‌متر است. خاک محل آزمایش با داشتن ۵۰/۷ درصد شن، ۲۵/۹ درصد سیلت و ۲۳/۴ درصد رس در رده بافت لومی قرار می‌گیرد. درصد کربن آلی خاک ۰/۱۳، فسفر و پتاسیم قابل‌جذب به‌ترتیب ۵/۳۸ و ۲۱۴/۲ قسمت در میلیون و pH خاک ۸/۱۴، EC خاک ۳/۲۱ ($ds\ m^{-1}$) بود.

نمونه‌گیری از خاک قبل از کاشت در عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متری انجام شد. عملیات تهیه زمین شامل شخم پاییزه و بهاره و دیسک و تسطیح در بهار ۱۳۹۳ انجام و کودهای پایه بر اساس نتایج آزمون خاک مصرف شد (جدول ۱).

جدول ۱- مشخصات شیمیایی خاک محل آزمایش

Table 1- Chemical characteristics of the soil

عمق خاک (سانتی‌متر) soil depth (cm)	CO_3^{2-}* کربنات	HCO_3^- بیکربنات	Cl^- کلر	SO_4^{2-} سولفات	مجموع آنیون‌ها Total anions	Ca^{2+} کلسیم	Mg^{2+} منیزیم	Na^+ سدیم	K^+ پتاسیم	مجموع کاتیون‌ها Total cations	نسبت جذب سدیم (SAR)	هدایت الکتریکی عصاره اشباع خاک ($ds\ m^{-1}$)	pH
0-50	0.2	5.9	19.5	6.1	31.7	8.9	5.2	16.7	1.1	21.9	6.3	3.21	8.14

* میلی اکی والانت در لیتر ($meq\ l^{-1}$)

آزمایش به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد، سطوح مختلف تنش خشکی

به‌عنوان عامل اصلی و ژنوتیپ‌های مختلف سورگوم دانه‌ای به‌عنوان عامل فرعی در نظر گرفته شدند. هر کرت شامل چهار خط به طول شش متر و فاصله بین خطوط ۶۰ سانتی‌متر و فاصله بوته‌ها روی ردیف کاشت ۱۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. ضمناً بین هر کرت و کرت مجاور یک خط نکاشت در نظر گرفته شد. در تمام مدت آزمایش کنترل علف‌های هرز به‌صورت دوره‌ای و به‌صورت وجین دستی انجام گرفت. کاشت در دهه سوم اردیبهشت‌ماه پس از رسیدن دمای خاک به ۱۲ درجه سانتی‌گراد انجام گرفت. ژنوتیپ‌های سورگوم دانه‌ای (۱۰ ژنوتیپ) شامل: KGS29، MGS2، KGS33، KGFS27، MGS5، KGFS5، GFS17، KGFS13 و KGFS30 که لاین‌های پیشرفته و امیدبخش برای معرفی رقم می‌باشند به همراه رقم سپیده در معرض سطوح مختلف تنش خشکی (آبیاری متداول (بدون تنش)، قطع آبیاری در مرحله رشد رویشی (مرحله رؤیت آخرین برگ به‌صورت لوله‌ای) و قطع آبیاری در مرحله رشد زایشی (۵۰ درصد بوته‌ها در مرحله آغاز گلدهی) قرار گرفتند.

برای تعیین اجزای عملکرد دانه از هر کرت نیم متر طولی برداشت و تعداد بوته، تعداد پانیکول، تعداد دانه پانیکول، وزن هزار دانه، تعداد دانه در مترمربع تعیین گردیدند. برای تعیین عملکرد دانه پس از حذف دو خط حاشیه و نیم متر ابتدا و انتهای هر کرت از سطح سه مترمربع برداشت انجام شد و پس از خشک شدن کامل، کل نمونه‌ها توزین و سپس نمونه‌ها با دست کوبیده شده و دانه‌ها جدا و توزین گردید و عملکرد دانه محاسبه شد.

صفات بیوشیمیایی شامل محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کاروتنوئیدها، پرولین و کربوهیدرات بر روی برگ پرچم از بوته‌های هر کرت که پس از مرحله گلدهی (۴۵ روز پس از اعمال تنش) نمونه‌گیری شده بودند اندازه‌گیری شدند. برگ‌های پرچم بلافاصله پس از جدا شدن از بوته به داخل تانک ازت مایع منتقل گردیدند و در فریزر ۲۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. درصد قند ساقه نیز پس از برش ساقه و قرار دادن شیره خارج‌شده از آن توسط دستگاه رفرکتومتر مدل (PAL-3-Atago) قرائت گردید. اندازه‌گیری محتوای کلروفیل a و b، مجموع کلروفیل a و b و کاروتنوئید طبق روش آرنون با استفاده از حلال استن انجام گردید (Arnon, 1949).

سنجش غلظت کربوهیدرات‌های محلول با استفاده از روش فنل سولفوریک انجام گرفت (Schlegel, 1956). اندازه‌گیری پرولین آزاد نیز با استفاده از روش بیتس انجام گرفت (Bates *et al*., 1973). پس از جمع‌آوری داده‌ها، تجزیه واریانس ساده و مقایسه میانگین صفات به روش حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از نرم‌افزار SAS (نسخه ۹) انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس ساده و مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه در جداول (۲ تا ۴) ارائه‌شده است. بر اساس جدول تجزیه واریانس ساده اثر تنش خشکی بر عملکرد دانه در سطح احتمال یک درصد و بر وزن هزار دانه و تعداد دانه در پانیکول در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود. ژنوتیپ‌های موردمطالعه در آزمایش ازنظر صفات فوق در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌دار نشان دادند (جدول ۲).

اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ نیز بر وزن هزار دانه غیر معنی‌دار بود و ازنظر بقیه صفات مورد اشاره در سطح احتمال یک درصد تفاوت آماری معنی‌دار نشان داد.

نتایج مقایسه میانگین صفات نشان می‌دهد که با افزایش شدت تنش خشکی، عملکرد دانه کاهش یافته است، به گونه‌ای که درصد کاهش عملکرد نسبت به شاهد در تیمار قطع آبیاری در مرحله رویشی (تنش شدید) و قطع آبیاری در مرحله زایشی (تنش متوسط) به‌ترتیب ۵۱ و ۲۵ درصد بود. در بین ژنوتیپ‌های موردمطالعه ژنوتیپ KGFS13 با میانگین عملکرد ۵۰۶۰ کیلوگرم در هکتار بالاترین میزان عملکرد دانه و ژنوتیپ KGS33 با میانگین عملکرد ۱۷۴۱ کیلوگرم در هکتار کمترین میزان عملکرد دانه را به خود اختصاص دادند.

مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی ازنظر صفات فوق نشان می‌دهد که ژنوتیپ KGFS13 در شرایط تنش خشکی متوسط و آبیاری متداول، به‌طور مشترک بالاترین عملکرد دانه را داشته و ژنوتیپ KGFS5 در شرایط تنش خشکی شدید کمترین میزان را از این نظر به خود اختصاص داد (جدول ۴).

کاهش عملکرد دانه در اثر تنش خشکی در منابع مختلف گزارش‌شده است (Ali *et al*., 2009; Prasad *et al*., 2008). درواقع کاهش عملکرد ناشی از کاهش تعداد دانه در پانیکول و وزن هزار دانه به‌عنوان اجزای عملکرد دانه است (Maman *et al*., 2004). کاهش عملکرد دانه در اثر تنش خشکی ممکن است بیشتر به علت تأثیر بر تأمین مواد پرورده مورد نیاز برای پر شدن دانه‌ها، کاهش قدرت مخزن برای جذب مواد فتوسنتزی و نیز کاهش دوره رشد دانه باشد و ممکن است وقایع اولیه مربوط به رشد دانه شامل تقسیم سلولی و شکل‌گیری اندازه مخزن کمتر تحت تأثیر تنش خشکی قرار گیرد (Saeidi *et al*., 2010). یافته‌های سایر محققین نیز این موضوع را تأیید می‌کند (Yang and Zang, 2006).

اثر تنش خشکی بر محتوای کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). ژنوتیپ‌های موردمطالعه نیز ازنظر محتوای کلروفیل a و کاروتنوئیدها در سطح احتمال یک درصد و ازنظر کلروفیل b در سطح احتمال پنج درصد تفاوت آماری معنی‌دار نشان می‌دهند (جدول ۲).

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر عملکرد، اجزای آن و خصوصیات بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های سورگوم دانه‌ای

Table 2- Analysis of variance (Mean square) of water stresses on yield, its components and biochemical traits in grain sorghum genotypes

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	محتوای کلروفیل a Chlorophyll a Content	محتوای کلروفیل b Chlorophyll b content	محتوی کاروتنوئیدها Carotenoids content	محتوای کربوهیدرات Carbohydrates content	محتوای پرولین Proline content	درصد قند ساقه (Brix of stem)	مجموع کلروفیل a و b Total of chlorophyll a and b	عملکرد دانه Grain yield	وزن هزار دانه 1000 grain weight	تعداد دانه در پانیکول Grains per panicle
Replication (R)	تکرار	2	0.025^{ns}	0.45^{ns}	0.000092^{ns}	33181^{ns}	2315**	0.229^{ns}	0.304^{ns}	3.34^{ns}	42^{ns}	85266*
Water stress (S)	تنش خشکی	2	24.7*	2.7*	0.0086*	39084*	531*	212.1*	34.1*	21.5**	124*	85564*
Error a (r×a)	خطای (a)	4	5.81	0.42	0.0013	8392	120.3	49.4	4.3	0.7	32	8589.4
Genotype (G)	ژنوتیپ	9	21.4**	1.79*	0.0033**	1508**	399**	32**	27.3**	8.3**	153**	319251**
S×G	تنش خشکی × ژنوتیپ	18	19.8**	3.62**	0.0023**	2774**	315**	21.1**	31.6**	2.4**	14ns	39641*
Error b	خطای (b)	54	2.72	0.99	0.00059	237.2	28.3	7.5	4.47	0.4	9	17760
C.V (%)	ضریب تغییرات (٪)		26	67	27.7	16.2	14.9	17.8	27.4	26.4	12.86	35

ns، * و ** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

ns, * and **: Not-significant, significant at 5 and 1% probability level, respectively

جدول ۳- مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر عملکرد، اجزای آن و خصوصیات بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های سورگوم دانه‌ای

Table 3- Mean comparison of the effect of water stress on yield, its components and biochemical traits in grain sorghum genotypes

Treatments	محتوی کلروفیل a Chlorophyll a Content of Fresh Leaf Weight (FLW) (mg g^{-1}FLW)	محتوی کلروفیل b Chlorophyll b content (mg g^{-1}FLW)	محتوی کاروتنوئیدها carotenoids content (mg g^{-1}FLW)	محتوی کربوهیدرات Carbohydrate content (mg g^{-1}FLW)	محتوی پرولین Proline content (mg g^{-1} FLW)	درصد قند ساقه (Brix of stem) (%)	تعداد دانه در پانیکول Panicle Seed number	عملکرد دانه Grain yield (kg ha^{-1})	وزن هزار دانه 1000 grain weight (gr)
Water Stress									
S1	7.19 a	1.82 a	0.0835 ab	77.7 ab	30.76 b	13.25 b	439 a	3335 a	25.4 a
S2	6.37 ab	1.33 b	0.106 a	136.3 a	37.14 ab	18.4 a	338 b	1641 c	21.3 b
S3	5.37 b	1.26 b	0.073 b	70.5 b	38.7 a	14.6 ab	361 b	2488 b	23.2 ab
Genotypes									
KGS29	5.28 cd	1.21 b	0.072 c	82.9 d	35.8 bc	14.6 ab	240 de	2352 bc	24.6 ab
MGS2	9.1 a	1.97 ab	0.112 a	118.7 a	30.3 def	15.1 ab	373 cd	2141 cd	23.4 ab
KGS33	7.01 b	1.48 ab	0.095 ab	79.2 d	35.1 bcd	16.8 ab	253 de	1741 d	23.1 b
Sepideh	4.7 d	1.28 b	0.07 bc	89.9 cd	38.8 b	14.4 b	224 e	1784 cd	23.3 ab
KGFS27	5.43 cd	1.2 b	0.115 a	102.2 bc	26.5 f	16.9 ab	814 a	2055 cd	11.9 c
MGS5	4.9 d	2.41 a	0.024 bc	90.8 cd	27.3 ef	15.6 ab	287 cde	2349 bc	26.0 a
KGFS5	8.64 a	1.81 ab	0.08 bc	78.7 d	44.4 a	16.6 ab	317 cde	2370 bc	25.4 ab
KGFS17	6.5 bc	1.2 b	0.112 a	98.5 bc	45.8 a	16.2 ab	421 c	2880 b	23.9 ab
KGFS13	5.2 cd	1.05 b	0.065 c	101.3 bc	32.1 cde	10.8 c	594 b	5060 a	25.8 ab
KGFS30	6.5 bc	1.11 b	0.078 bc	106.4 ab	39.2 b	17.1 a	274 de	2149 cd	25.4 ab

میانگین‌ها در هر ستون و برای هر عامل که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند بر اساس آزمون LSD تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ ندارند. قطع آبیاری در مرحله زایشی= S3، قطع آبیاری در مرحله رویشی= S2

آبیاری متداول= S1

Means in each column and each factor, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability LSD Test. S1=Normal Irrigation S2=Irrigation cut off in vegetative stage S3= Irrigation cut off in generative stage

جدول ٤- مقایسه میانگین اثر سطوح تنش خشکی و ژنوتیپ بر خصوصیات بیوشیمیایی سورگوم دانه‌ای

Table 4- Mean comparison of the effect of different level of water stress and genotypes on yield, its components and biochemical traits in grain sorghum genotypes

تنش خشکی Water stress	ژنوتیپ Genotypes	محتوای کلروفیل a Chlorophyll a Content of Fresh Leaf Weight (FLW) (mg g^{-1}FLW)	محتوای کلروفیل b Chlorophyll b content (mg g^{-1} FLW)	محتوای کاروتنوئیدها carotenoids content (mg g^{-1}FLW)	محتوای کربوهیدرات Carbohydrates content (mg g^{-1}FLW)	محتوای پرولین Prolin content (mg g^{-1} FLW)	درصد قند ساقه (Brix of stem) (%)	عملکرد دانه Grain yield (kg ha^{-1})	تعداد دانه در پانیکول Paniele grain Number	درصد کاهش عملکرد نسبت به شاهد Yield reduction in comparison with control (%)
S1	KGS29	8 b-g	1.8 b	0.09 b-g	58.9 g-j	21.7 g-k	9.3 ij	3390 de	274 g-i	-
S1	MGS2	9.5 b-d	2.1 b	0.08 b-h	66.6 f-i	14.1 lm	14.8 b-i	1977 f-j	445 c-g	-
S1	KGS33	6.2 d-j	1.2 b	0.076 c-i	68.4 fg	20.8 g-k	14.5 b-i	2234 d-j	278 g-i	-
S1	Sepideh	4.7 f-k	1.1 b	0.075 c-i	60.1 g-j	20.9 g-k	10.9 g-j	2097 e-j	188 i	-
S1	KGFS27	8.1 b-f	1.4 b	0.099 b-d	27.5 m	18.9 j-m	13.6 c-i	2281 d-j	773 b	-
S1	MGS5	6.1 d-j	3.6 a	0.087 b-g	50.6 h-k	13.7 m	11.9 d-i	2969 d-g	419 d-h	-
S1	KGFS5	8.4 b-e	1.3 b	0.078 c-h	47.6 j-l	29 b-e	16.2 a-g	3580 cd	336 f-i	-
S1	KGFS17	7.5 c-h	1.4 b	0.091 b-f	36.7 k-m	18.4 j-m	16.1 a-g	4899 bc	663 bc	-
S1	KGFS13	7.1 d-i	1.02 b	0.063 e-i	58.04 g-j	21.2 g-k	10 h-j	6756 a	659 bc	-
S1	KGFS30	6.3 d-j	0.87 b	0.068 e-i	55.9 g-j	20.8 g-k	15.3 a-h	3171 d-f	364 f-i	-
S2	KGS29	5.7 e-k	1.3 b	0.056 hi	86.2 de	25 d-i	18.2 a-c	1502 h-k	186 i	56
S2	MGS2	11.6 ab	1.8 b	0.135 a	110.4 ab	20.9 g-k	18.7 a-c	1988 e-j	290 g-i	-0.5
S2	KGS33	11 a-c	1.6 b	0.112 ab	87.8 c-e	27.8 c-f	19.97 ab	984 jk	200 i	56
S2	Sepideh	4.2 h-k	0.8 b	0.065 f-i	100.7 b-e	30.7 b-d	20.8 a	1327 i-k	267 g-i	37
S2	KGFS27	4.4 g-k	1.1 b	0.074 c-i	101.3 b-d	21.7 g-k	19.5 a-c	2703 d-h	1043 a	-19

میانگین‌ها در هر ستون و برای هر عامل که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند بر اساس آزمون LSD تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ ندارند. قطع آبیاری در مرحله زایشی = S3، قطع آبیاری در مرحله رویشی= S2، آبیاری متداول = S1

Means in each column, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability LSD Test. S1=Normal Irrigation , S2=Irrigation cut off in vegetative stage S3= Irrigation cut off in generative stage

ادامه جدول ٤

Table 4. Continued

تنش خشکی Water stress	ژنوتیپ Genotypes	محتوای کلروفیل a Chlorophyll a Content of Fresh Leaf Weight (FLW) (mg g^{-1}FLW)	محتوای کلروفیل b Chlorophyll b content (mg g^{-1} FLW)	محتوای کاروتنوئید Carotenoid content (mg g^{-1} FLW)	محتوای کربوهیدرات Carbohydrates content (mg g^{-1} FLW)	محتوای پرولین Prolin content (mg g^{-1} FLW)	درصد قند ساقه (Brix of stem) (%)	عملکرد دانه Grain yield (kg ha^{-1})	تعدادانه در پانیکول Paniele Seed Number	درصد کاهش عملکرد نسبت به شاهد Yield reduction in comparison with control (%)
S2	MGS5	4.4 h-k	0.8 b	0.076 c-i	105.6 ab	23.9 e-j	19.5 a-c	1684 g-k	179 i	43
S2	KGFS5	4.1 h-k	1 b	0.069 d-i	105.3 a-c	34.4 b	16.1 a-g	452 k	181 i	87
S2	KGFS17	6.8 d-i	1 b	0.103 bc	118.4 ab	26.2 c-g	16 a-g	1889 f-j	240 g-i	61
S2	KGFS13	3.1 jk	1 b	0.06 g-i	106.6 ab	25.1 d-i	17 a-f	2509 d-i	532 c-f	63
S2	KGFS30	8.5 b-e	1.3 b	0.098 b-e	122.7 a	31.1 bc	18 a-c	1411 h-k	265 g-i	56
S3	KGS29	2.1 k	0.8 b	0.046 i	36.1 k-m	24.7 e-i	16.3 a-g	2163 e-j	262 g-i	36
S3	MGS2	6.1 d-j	1.7 b	0.069 d-i	67.5 f-h	26.1 c-h	11.8 e-i	2459 d-i	385 e-i	24
S3	KGS33	3.8 i-k	1.1 b	0.073 c-i	29.03 m	20.1 i-k	16 a-g	2041 e-j	281 g-i	9
S3	Sepideh	5.1 e-k	1.4 b	0.075 c-i	38.04 k-m	23.5 e-j	11.5 f-i	1928 f-j	218 hi	8
S3	KGFS27	3.7 i-k	0.9 b	0.083 b-h	83.1 ef	16.3 k-m	17.8 a-d	1181 i-k	625 b-d	48
S3	MGS5	4.1 h-k	1 b	0.062 f-i	45 j-m	20.4 h-k	15.3 a-h	2392 d-i	262 g-i	19
S3	KGFS5	13.4 a	2 b	0.087 b-g	31.3 lm	19.6 i-l	17.5 a-e	3079 cd	436 d-h	14
S3	KGFS17	5.2 e-k	0.9 b	0.079 c-h	57.2 g-j	40.6 a	16.5 a-h	1851 f-j	359 f-i	62
S3	KGFS13	5.4 e-k	1.1 b	0.069 d-i	49.4 i-k	18.3 j-m	5.4 j	5915 ab	590 b-e	12
S3	KGFS30	4.7 f-k	1.3 b	0.068 e-i	48.4 j-l	23.1 f-j	17.9 a-c	1865 f-j	193 i	41

میانگین‌ها در هر ستون که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند بر اساس آزمون LSD تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ ندارند.

قطع آبیاری در مرحله زایشی = تنش خشکی ۳، قطع آبیاری در مرحله رویشی = تنش خشکی ۲، آبیاری متداول=تنش خشکی ۱

Means in each column, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability LSD Test. S1=Normal Irrigation, S2=Irrigation cut off in vegetative stage S3= Irrigation cut off in generative stage

اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ نیز ازنظر خصوصیات فوق در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌دار نشان دادند. مقایسه میانگین‌ها به روش LSD نشان داد که تیمار آبیاری متداول با میانگین ۷/۱۹ میلی‌گرم کلروفیل a برگرم وزن تر برگ بالاترین میزان و تیمار تنش متوسط و شدید به‌طور مشترک در مرتبه بعدی قرار گرفتند. مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی ازنظر محتوای کلروفیل a برگ نشان می‌دهد که ژنوتیپ KGFS5 در تیمار تنش خشکی متوسط، بالاترین میزان و ژنوتیپ KGS29 در تیمار تنش خشکی متوسط به همراه ژنوتیپ KGFS13 در تیمار تنش خشکی شدید کمترین میزان را از این نظر دارا بود (جدول ۴).

در خصوص محتوای کلروفیل b نیز تیمار آبیاری متداول بالاتر از تیمار تنش خشکی متوسط و شدید قرار گرفت. در مورد محتوای کاروتنوئیدها تیمار تنش خشکی شدید با میانگین ۰/۱۰۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ بالاتر از دو تیمار تنش خشکی متوسط و آبیاری متداول قرار گرفت (جدول ۳).

در بین ژنوتیپ‌های موردمطالعه ژنوتیپ‌های MGS2 و KGFS5 بالاترین محتوای کلروفیل a را داشتند و ژنوتیپ MGS5 و سپیده کمترین میزان را دارا بودند. از نظر کلروفیل b ژنوتیپ MGS5، MGS2، KGFS5 و KGS33 به‌طور مشترک بالاترین میزان و بقیه ژنوتیپ‌ها به‌طور مشترک در مرتبه بعدی قرار گرفتند.

مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی ازنظر محتوای کلروفیل b برگ نشان می‌دهد که ژنوتیپ MGS5 در تیمار آبیاری متداول، بالاترین میزان و ژنوتیپ‌های MGS5 در تیمار تنش خشکی شدید به همراه ژنوتیپ KGS29 و KGFS27 در تیمار تنش خشکی متوسط به‌طور مشترک کمترین میزان را از این نظر دارا بود (جدول ۴).

ازنظر مجموع کلروفیل a و b اثر تنش خشکی در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار گردید. ژنوتیپ‌های موردمطالعه و اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی نیز از این نظر در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید (جدول ۲).

ازنظر محتوای کاروتنوئیدها، ژنوتیپ‌های KGFS27، MGS2 و KGFS17 بالاترین میزان و ژنوتیپ‌های KGS29 و KGFS13 کمترین میزان را از این نظر به خود اختصاص دادند (جدول ۲). مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی ازنظر محتوای کاروتنوئیدهای برگ نشان می‌دهد که ژنوتیپ MGS2 به همراه ژنوتیپ KGFS17 در تیمار تنش خشکی شدید، بالاترین میزان و ژنوتیپ KGS29 در تیمار تنش خشکی متوسط کمترین میزان را از این نظر دارا بود (جدول ۴).

برخی از محققین گزارش کرده‌اند که محتوای کلروفیل برگ و همچنین نسبت کلروفیل a به b در شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد (Hong *et al*., 2005; Kirnak *et al*., 2001; Nayyar and Gupta, 2006). برخی دیگر از محققین ضمن اعلام کاهش محتوی کلروفیل در شرایط تنش خشکی گزارش کردند که ارقام دارای محتوی کلروفیل بالاتر، مقاومت بیشتری در شرایط تنش از خود نشان می‌دهند که دلیل آن می‌تواند دوام بیشتر فتوسنتز برگ تحت شرایط تنش در این ژنوتیپ‌ها باشد (Gregersen and Holm, 2007).

اثر تنش خشکی بر محتوای کربوهیدرات (قندهای محلول) در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود. ژنوتیپ‌های موردمطالعه نیز در سطح احتمال یک درصد تفاوت آماری معنی‌دار ازاین نظر نشان دادند. اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ ازنظر میزان کربوهیدرات‌های محلول در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید. مقایسه میانگین‌ها به روش LSD نشان می‌دهد که تیمار تنش خشکی شدید بالاترین میزان کربوهیدرات و تیمار آبیاری متداول و تنش خشکی متوسط در مرتبه بعدی قرار گرفتند.

در بین ژنوتیپ‌های موردمطالعه، ژنوتیپ‌های MGS2 و KGFS30 به‌طور مشترک بالاترین میزان و ژنوتیپ‌های KGS29، KGS33 و KGFS5 به‌طور مشترک کمترین میزان کربوهیدرات را دارا بودند (جدول ۳). مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی ازنظر محتوای کربوهیدرات (قندهای محلول) برگ نشان می‌دهد که ژنوتیپ KGFS30 به همراه ژنوتیپ KGFS17 در تیمار تنش خشکی شدید، بالاترین میزان و ژنوتیپ KGFS27 در تیمار آبیاری متداول به همراه ژنوتیپ KGS33 در تیمار تنش خشکی متوسط به‌طور مشترک کمترین میزان را از این نظر دارا بود (جدول ۴).

نتایج به‌دست آمده با نتایج ارائه‌شده مبنی بر افزایش پرولین و قندهای محلول در شرایط تنش‌های غیر زیستی مطابقت دارد (Kishor *et al*., 1995; Li and Li, 2005). کاهش پتانسیل اسمزی درنتیجه تجمع مواد محلول سازگار صورت می‌گیرد. این تجمع مواد درون سلول نه‌تنها به‌عنوان اسمولیت در تسهیل نقل‌وانتقال آب و نگهداری آن در سلول‌ها نقش دارند بلکه در حفاظت و پایدار کردن ماکرو مولکول‌ها، اندامک‌ها، ساختارها نظیر غشاءها، کلروپلاست و غیره در مقابل تنش نقش مهمی دارند.

از سوی دیگر بیوسنتز و تولید این مواد محلول می‌تواند با مصرف انرژی موجب کاهش رشد نیز گردد. به‌طور کلی تنش‌های محیطی به‌ویژه خشکی باعث افزایش تجمع کربوهیدرات‌های محلول، پرولین و اسیدهای آمینه آزاد می‌شود. این محلول‌ها وزن مولکولی کمی داشته و در غلظت‌های بالا نیز سمیت ندارند و اجزای سلول را از صدمات دهیدراسیون محافظت می‌کنند (Reddy *et al*., 2004; Shao *et al*., 2005).

در بین ژنوتیپ‌های موردمطالعه، ژنوتیپ‌های MGS2 و KGFS30 به‌طور مشترک بالاترین میزان و ژنوتیپ‌های KGS29، KGS33 و KGFS5 به‌طور مشترک کمترین میزان کربوهیدرات را دارا بودند (جدول ۲). مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی ازنظر محتوای کربوهیدرات (قندهای محلول) برگ نشان می‌دهد که ژنوتیپ KGFS30 در تیمار تنش خشکی شدید، بالاترین میزان و ژنوتیپ‌های KGFS27 در تیمار آبیاری متداول به همراه ژنوتیپ KGS33 در تیمار تنش خشکی متوسط به‌طور مشترک کمترین میزان را از این نظر دارا بود (جدول ۴).

افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول ازجمله واکنش‌هایی است که گیاهان در مواجهه با تنش خشکی از خود نشان می‌دهند (Bohnert *et al*., 1995). تنش خشکی با تجزیه و کاهش نشاسته در اثر افزایش فعالیت آنزیم آمیلاز باعث افزایش غلظت قندهای محلول می‌شود (Anderson and Kohorn, 2001). گزارش‌های زیادی از تجمع کربوهیدرات‌ها در حین انواع تنش‌های غیرزنده در غلات و گراس‌های معتدل در مرحله نمو زایشی وجود دارد (Mohammadkhani and Heidari, 2008; Ajithkumarand and Panneerselvam, 2013). نتایج به‌دست آمده با نتایج ارائه‌شده مبنی بر افزایش قندهای محلول در شرایط تنش‌های غیر زیستی مطابقت دارد (Kishor *et al*., 1995; Li and Li, 2005).

تجمع قندهای محلول در سلول در تنظیم اسمزی نقش مهمی دارد و به کاهش پتانسیل آب سلول کمک کرده و درنتیجه آب بیشتری برای حفظ فشار تورژسانس در تنش کم‌آبی در داخل سلول باقی می‌ماند (Sato *et al*., 2004). برخی محققین بین تجمع کربوهیدرات‌های محلول مانند گلوکز، فروکتوز، ساکارز و اسیدهای آمینه و پایداری غشای سلول، پروتئین‌ها و مقاومت به خشکی در گیاهان همبستگی مثبت و معنی‌داری را گزارش کردند (Pessarkli, 1999).

نتایج تجزیه واریانس ساده صفات بیوشیمیایی نشان می‌دهد که اثر تنش خشکی بر محتوای پرولین آزاد در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار است. ژنوتیپ‌های موردمطالعه نیز از این نظر در سطح احتمال یک درصد تفاوت آماری معنی‌دار نشان دادند. اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ از این نظر در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید.

مقایسه میانگین‌ها به روش LSD در سطح احتمال پنج درصد نشان می‌دهد که تیمار آبیاری متداول حاوی کمترین میزان پرولین آزاد و تیمار تنش خشکی متوسط و شدید به‌طور مشترک حاوی پرولین بیشتری نسبت به تیمار آبیاری متداول (شاهد) بودند. در بین ژنوتیپ‌های موردمطالعه، ژنوتیپ‌های KGFS17 و KGFS5 دارای بالاترین مقدار پرولین آزاد بودند و ژنوتیپ KGFS27 از این نظر کمترین میزان را دارا بود (جدول ۳).

مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی ازنظر محتوای پرولین برگ نشان می‌دهد که ژنوتیپ KGFS17 در تیمار تنش خشکی متوسط، بالاترین میزان و ژنوتیپ‌های MGS5 و MGS2 در شرایط آبیاری متداول به‌طور مشترک کمترین میزان پرولین را دارا بودند (جدول ۴).

غلظت پروتئین‌های محلول برگ‌ها در اثر تنش خشکی به علت افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده پروتئین، کاهش سنتز پروتئین و نیز تجمع اسیدهای آمینه آزاد ازجمله پرولین، کاهش می‌یابد (Bajji *et al*., 2001).

پرولین نیز مانند کربوهیدرات‌های محلول نقش مهمی در فرآیند تنظیم اسمزی دارند (Sanchez *et al*., 2003). وقتی تنش خشکی افزایش می‌یابد پتانسیل اسمزی از طریق تجمع محلول‌های سازگار ازجمله پرولین در سیتوپلاسم افزایش می‌یابد. اگرچه پرولین به‌عنوان اسمولیت سازگار در نظر گرفته می‌شود، کارکرد چندگانه آن به‌عنوان آنتی‌اکسیدان و سیگنالینگ در سازگاری به تنش، سودمند است. پرولین در گیاهان، عمدتاً از گلوتامات سنتز می‌شود که از طریق آنزیم پیرولین ۵ کربوکسیلات سنتتاز (P5CS) به گلوتامات سمی آلدئید (GSA) احیا می‌شود و فوراً به پیرولین ۵ کربوکسیلات (P5C) تبدیل می‌شود، افزایش میزان پرولین در شرایط تنش خشکی می‌تواند به‌علت افزایش این آنزیم باشد (Kariola *et al*., 2005).

نتایج تجزیه واریانس ساده نشان می‌دهد که اثر تنش خشکی بر درصد قند ساقه (بریکس) در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار است. ژنوتیپ‌های موردمطالعه از این نظر در سطح احتمال یک درصد تفاوت آماری معنی‌داری نشان دادند.

اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ ازنظر درصد قند ساقه در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید. مقایسه‌میانگین‌ها به روش LSD در سطح احتمال پنج درصد نشان می‌دهد که تنش خشکی شدید و متوسط به‌طور مشترک درصد قند ساقه بالاتری را دارا بودند و تیمار آبیاری متداول از این نظر در مرتبه بعدی پس از آن‌ها قرار گرفت یعنی روندی مشابه روند محتوای کربوهیدرات (قندهای محلول) ملاحظه گردید.

در بین ژنوتیپ‌های موردمطالعه، ژنوتیپ KGFS30، KGFS27، KGS33، KGFS17 و MGS2 به‌طور مشترک حاوی بالاترین درصد بریکس و ژنوتیپ KGFS13 از این نظر، کمترین میزان را دارا بود (جدول ۲). مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ و تنش خشکی ازنظر درصد قند (Brix) ساقه نشان می‌دهد که ژنوتیپ سپیده در تیمار تنش خشکی شدید، بالاترین میزان و ژنوتیپ‌های KGFS13 در تیمار تنش خشکی متوسط به همراه ژنوتیپ KGS29 در تیمار آبیاری متداول متوسط به‌طور مشترک کمترین میزان را از این نظر دارا بودند (جدول ۴).

درمجموع، تنظیم اسمزی به حفظ تورژسانس سلول به‌منظور بقاء

و یا کمک به رشد گیاه تحت شرایط تنش خشکی کمک می‌کند. تجمع پرولین و کربوهیدرات‌های محلول، پاسخ تعداد زیادی از گیاهان به تنش‌های محیطی نظیر کاهش پتانسیل آب است و یک نقش کلیدی به‌عنوان یک اسمولیت دارد. خصوصاً به‌علت خصوصیات هیدرولیکی بالا می‌تواند به‌عنوان یک محلول سازگار ایفای نقش نماید و قادر است در غلظت‌های بالا در سیتوپلاسم سلول بدون دخالت در ساختار و متابولیسم سلول تجمع پیدا کند. وقتی تنش آب افزایش می‌یابد پتانسیل اسمزی از طریق تجمع این محلول‌های سازگار در سیتوپلاسم افزایش می‌یابد.

References

1. Ajithkumarand, P., and Panneerselvam, R. 2013. Osmolyte accumulation, photosynthetic pigment and growth of setaria italica under droght stress. Asian Pacific Journal 2: 220-224.
2. Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S. and Karanov, E. 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. Plant Cell Environment 24: 1337-1344.
3. Ali, M. A., Abbas, A., Niaz, S., Zulkiffal, M., and Ali, S. 2009. Morpho-physiological criteria for drought tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor*) at seedling and post-anthesis stages. International Journal of Agricultural Biology 11: 647-680.
4. Anderson, C. M., and Kohorn, B. D. 2001. Inactivation of Arabidopsis SIP1 leads to reduced levels of sugars and drought tolerance. Plant Physiology 158: 1215-1219.
5. Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenoxidase in *beta vulgaris*. Plant physiology 24: 1-15.
6. Bajji, M., Lutts, S., and 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.
7. Bates, L. S., Waldern, R. P., and Teare, E. D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant Soil 39: 205-207.
8. Blum, A. 2008. Drought resistance, water use efficiency, and yield potential are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? Australian Journal of Agricultural Research 56: 1159-1168.
9. Bohnert, H. J., Nelson, D. E., and Jensen, R. G. 1995. Adaptations to environmental stresses. Plant Cell, 1099-1111.
10. Fotovat, R., Valizadeh, M., and Toorehi, M. 2007. Association between water-use-efficiency components and total chlorophyll content (SPAD) in wheat (*Triticum aestivum* L.) under well-watered and drought stress conditions. Journal of Food and Agricultural Environment 5: 225-227.
11. Gregersen, P. L., and Holm, P. B. 2007. Transcriptome analysis of senescence in the flag leaf of wheat. Plant Biotechnology 5: 192-206.
12. Hong Bo, S., Zongsuom, L., and Mingan, S. 2005. Changes of anti-oxidative enzymes and MDA content under soil water deficits among 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at maturation stage. Colloids. Surf. Bio, 45: 7-13.
13. Hui-Ping, D., Chan-juan, Sh., An-Zhi, W., and Tuxi, Y. 2012. Leaf senescence and photosynthesis in foxtail (*Setaria italica* L) varieties exposed to drought conditions. Australian Journal of Crop Science 6 (2): 232-237.
14. Jagtap, V., Bhargava, S., Sterb, P., and Feierabend, J. 1998. Comparative effect of water, heat and light stresses on photosynthetic reactions in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Journal of Experimental Botany 49: 1715-1721.
15. Jaleel, C., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Somasundaram, R., and Panneerselvam, R. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. International Journal of Agricultural Biology 11: 100-105.
16. Kariola, T., Brader, G., Li, J., and Palva, E. T. 2005. A damage control enzyme, effects the balance between defense pathway in plant. The Plant Cell, 17. Pp 282-294.
17. Kirnak, H., Kaya, C., TAS, I., and Higgs, D., 2001. The influence of water deficit on vegetative growth, physiology, fruit yield and quality in egg plants. Plant Physiology 27: 34-46.
18. Kishor P. B. K., Hong, Z., Miao, G., Hu, C. A. A., and Verma, D. P. S. 1995. Overexpression of 1pyrroline-5-

carboxylate synthetase increases proline overproduction and confers osmotolerance in transgenic plants. Plant Physiology 108: 1387-1394.

19. Kumar Parida, A., Dagaonkar, V. S., Phalak, M. S., Umalkar, G. V., Laxman, P., and Aurangabadka. 2007. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. Plant Biotechnology Report 1: 37-48.
20. Lata, C., Sarita, J. H., Prasad, M., and Sreenivasulu, N. 2011. Differential antioxidative responses to dehydration-induced oxidative stress in core set of foxtail millet cultivars. Protoplasma 248: 817-828.
21. Li, T. H., and Li, S. H. 2005. Leaf responses of micropopagated apple plants to water stress: nonstructural carbohydrate composition and regulatory role of metabolic enzymes. Tree Physiology, 25: 495-504
22. Liu, H. P., Dong, B. H., Zhang, Y. Y., Liu, Z. P., and Liu, Y. L. 2004. Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings. Plant Science 166: 1261-1267.
23. Ludlow, M. M., and Muchow, R. C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. Advance Agronomy 43: 107-153.
24. Maman, N., Mason, S. C., Lyon, D. J., and Dhungana, P. 2004. Yield Components of Pearl millet and Grain Sorghum across Environments in the Central Great Plains. Crop Science 44: 2138-2145.
25. Mohammadkhani, N., and Heidari, R. 2008. Drought-induced accumulation of soluble sugars and proline in two maize varieties. W. Applied Science Journal 3 (3): 448-453.
26. Morgan, P. W. 1990. Effects of abiotic stresses on plant hormone systems, in: Stress Responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms. Wiley-Liss, Inc., pp. 113-146.
27. Nayyar, H., and Gupta, D. 2006. Differential sensitivity of C3 and C4 plants to water deficit stress: Association with oxidative stress and antioxidants. Environment. Experiment. Botany 58: 106-113.
28. Nageswara, R. R. C., Talwar, H. S., and Wright, G. C. 2001. Rapid assessment of specific leaf area and leaf nitrogen in peanut (*Arachis hypogaea* L.) using chlorophyll meter. Journal of Agronomy and Crop Science 189: 175-182.
29. Nonami, H. 1998. Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. Journal of Plant Research 111: 373-382.
30. Oncel, I., Keles, Y., and Ustun, A. S. 2000. Interactive effects of temperature and heavy metal stress on the growth and some biochemical compounds in wheat seedlings. Environmental Pollution 107: 315-320.
31. Patakas, A., Nikolaou, N., Zioziou, E., Radoglou, K., and Noitsakis, B. 2002. The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grape vines. Plant Science 163: 361-367.
32. Pessarkli, M. 1999. Hand book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker Inc. 697 pp.
33. Prasad, P. V. V., Pisipati, S. R., Mutava, R. N., and Tuinstra, M. R. 2008. Sensitivity of grain sorghum to high temperature stress during reproductive development. Crop Science 48: 1911-1917.
34. Reddy, A. R., Ramachandra, R. K., Chaitanya, V., and Vivekanandan, M. 2004. Droughtinduced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. Journal of Plant Physiology 161: 1189-1202.
35. Rensburg, L. V., and Kruger, G. H. J. 1994. Evaluation of components of oxidative stress metabolism for use in selection of drought tolerant cultivars of *Nicotiana tabacum* L. J. Plant Physiology 143: 730-737.
36. Saeidi, M., Moradi, F., Ahmadi, Spheri, R., Najafian, G., and Shabani, A. 2010. The effect of terminal water stress on physiological characteristics and sink-source relations in two bread wheat (*triticum aestivum*) cultivars. Iranian Journal of Crop Science 12 (4): 392-408. (in Persian with English abstract).
37. Sanchez, F. J., De Andres, E. F., Tenorio, J. L., and Ayerbe, L., 2003. Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress. Field Crops Research 86: 81-90.
38. Sato, F., Yoshioka, H., Fujiwara, T., Higashio, H., Uragami, A., and Tokuda, S. 2004. Physiological responses of cabbages plug seedlings to water stress during low-temperature storage in darkness. Horticultureal Science 101: 349-357.
39. Schaffert, R. E., Albuquerque, P. E. P., Duarte, J. O., Garcia, J. O., Gomide, R. L., Guimar es, C. T., Magalh es, P. C., Magalh es, J. V., and Queiroz, V. A. V. 2011. Phenotyping sorghum for adaptation to drought, Part II in Monneveux P. and Ribaut JM.(Eds), Drought phenotyping in crops: from theory to practice. Generation Challenge

Programme.
40. Schlegel, H. G. 1956. Die Verwertung organischer sauren durch chlorella in lincht. Planta 47: 510-515.
41. Schlemmer, M. R., Francis, D. D., Shanahan, J. F., and Schepers, J. S. 2005. Remotely measuring chlorophyll content in corn leaves with differing nitrogen levels and relative water content. Agronomy Journal 97: 106-112.
42. Serraj, R., and Sinclair, T. R. 2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? Plant Cell Environment 25: 333-341.
43. Shao, H. B., Liang, Z. S., and Shao, M. A. 2005. Change of antioxidative enzymes and MDA among 10 wheat genotypes at maturation stage under soil water deficits. Colloid. Surf. B: Biointerf 45 (2): 7-13.
44. Subbarao, G. V., Nam, N. H., Chauhan, Y. S., and Johansen, C. 2000. Osmotic adjustment, water relations and carbohydrate remobilization in pigeon pea under water deficits. Journal of Plant Physiology 157: 651-659.
45. Thomas, H. 1990. Osmotic adjustment in *lolium perenne*: its heritability and the nature of solute accumulation. Annals of Botany 66: 521-530.
46. Taiz, L., and Zeiger, E. 2006. Plant Physiology, 4th Ed., Sinauer Associates Inc. Publishers, Massachusetts.
47. Turner, N. C., Wright, G. C., and Siddique, K. H. M. 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water-limited environments. Advance Agronomy 71: 123-231.
48. Wright, G. C., Nageswara, R. C., and Farquhar, G. D. 1994. Water use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. Crop Science 34: 92-97.
49. Yamada, M., Morishita, H., Urano, K., Shiozaki, N., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., and Yoshiba, Y. 2005. Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress. Journal of Experimental Botany 56: 1975-1981.
50. Yang, J., and Zang, J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. New Phytology 169: 223-236.
51. Zhu, J. K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants, Annual Review of Plant Biology 53: 247-273.

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 15, No. 3, Fall. 2017, p. 676-690

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۵، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۶، ص. ۶۹۰-۶۷۶

Drought Stress Effect during Different Growth Stages on Yield, Osmolites and Photosynthetic Pigments Accumulation of Grain Sorghum Genotypes (*Sorghum bicolor* L.)

A. Azari Nasrabad[1*]- S. M. Mousavinik[2]- M. Galavi[3]- S. A. R. Beheshti[4]- A. R. Sirusmehr[5]

Received: 02-01-2016
Accepted: 31-08-2016

Introduction

Osmotic adjustment in plants can be achieved by the accumulation of compatible solution or metabolites. These compounds are known as compatible metabolites that accumulate naturally in tolerant plants due to non-interference in the normal metabolic response of plants to adapt or supplement. Proline, soluble sugars and other metabolites accumulation that are involved in osmotic adjustment have been reported for various plants. Different studies show that water absorption in sorghum plant, is due to osmotic adjustment and appropriate and fairly extensive root system. Moreover, there are some differences from genotype to genotype regarding the osmolites accumulation under drought stress conditions. Thus, the aim of this study was to investigate the effects of drought in the vegetative and reproductive growth stages on yield, its components and biochemical traits in grain sorghum genotypes.

Materials and Methods

In order to evaluate the effect of water stress on grain yield and its components and some biochemical traits in grain sorghum genotypes (*Sorghum bicolor* L.), a field experiment as a split plot design was carried out with 3 replications in 2014 at the research farm of the southern Khorasan Agriculture and natural resources research and education center. Water stress treatments including normal irrigation (control), irrigation cut off in vegetative growth stage (emergence of terminal leaf as rolled) and irrigation cut off in generative growth stage (50% of plants in start of flowering) as the main plot and 10 genotypes of sorghum including KGS29, MGS2, Sepideh, KGFS27, MGS5, KGFS5, KGFS17, KGFS13 and KGFS30 were considered as sub plots. Each plot consists of 4 rows with a length of 6 m and row spacing of 60 cm, between plants on row was 10 cm. In addition, between each plot and the adjacent plot a row was considered to side effect reduction. To determine the yield components of each plot, half a meter in length was harvested and the number of plants, the number of panicles, grain yield, 1000 grains weight and the number of seeds per panicle were determined. To determine the yield, after removal of 2 marginal lines and a half meter of the beginning and the end of each plot, plants were harvested from the surface of 3 m^2. Biochemical parameters including chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids, proline and carbohydrates were measured on the flag leaf after flowering stage in each plot. Flag leaves immediately wrapped in aluminum foil and transferred into liquid nitrogen tanks after separating from the plant. The samples were transferred to a freezer at -20 ° C to be measured traits on them. Measurement of the biochemical characteristics, such as chlorophyll a content, chlorophyll b, total chlorophyll a and b and carotenoid content was done according to Arnon method. Measuring the concentration of soluble carbohydrates was performed using sulfuric acid method. Measurement of free proline was done by Bates method. Sugar percentage of stem (Brix) was read by a refractometer after cutting and placement of juice out of it.

1- Assistant Professor of Horticulture, Crops Research Department, South Khorassan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Birjand, Iran

2, 3 and 5- Associate Professor, Professor and Assistant Professor Respectively, Faculty of Agriculture, Zabol University

4- Associate Professor of Khorassan Razavi Agricultural and Natural Resources Research and Education center, AREEO, Mashad, Iran

(*- Corresponding Author Email: Azari_ali2003@yahoo.com)

Results and Discussion

Results showed that water stress had a significant effect on grain yield, 1000 grain weight, the numbers of seed per panicle and caused to decrement of them. The performances of different genotypes varied significantly for all traits, indicating high variability among them. In case of 1000 seed weight, the interaction between water stress and genotype did not show a significant difference, however, other traits which mentioned above showed a significant difference in this aspect. Regarding the biochemical characteristics, the impact of drought in the vegetative and reproductive growth stages was different, as drought reduced the content of chlorophyll and carotenoid and increased the content of soluble sugar and free proline and stalk sugar content (Brix). In term of grain yield, genotype KGFS13 with the average yield of 5060 Kg per hectare and then genotype KGFS17 had the highest yield. Comparison of interaction between genotype and stress about carbohydrate (sugar solution) concentration of leaves indicated that genotype KGFS30 in severe drought stress, had highest level and genotype KGFS27 in normal irrigation and genotype KGS33 in medium drought stress condition commonly had the lowest carbohydrate content of leaves respectively.

Conclusions

Overall results indicate that proline and soluble carbohydrates and stem sugar content increased under drought stress and photosynthetic pigments are reduced.

Keywords: Free proline, Generative growth, Irrigation cut off, Soluble carbohydrates