

ارزیابی برخی از واکنش‌های فیزیولوژیک ارقام حساس و متحمل پنبه

در شرایط تنش خشکی

حمید رضا مهرآبادی^{۱*}، احمد نظامی^۲، محمد کافی^۳، محمدرضا رضانی مقدم^۴

^۱بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان خراسان رضوی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مشهد، ایران، ^۲استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، ^۳استادیار بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان خراسان رضوی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مشهد، ایران.

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۱۲/۲۱ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۴/۱۴

چکیده

ارزیابی واکنش‌های فیزیولوژیک متفاوت ارقام پنبه در شرایط تنش خشکی، روشی دقیق و مطمئن جهت پایش روابط گیاه و آب بوده و می‌تواند در جهت اصلاح ارقام متحمل به خشکی بکار رود. لذا این پژوهش برای ارزیابی کنترل روزنه‌ای، دمای برگ و کانوپی و همچنین حداکثر کارایی فتوسیستم ($\Delta F/F_m$) II بر روی چهار رقم پنبه حساس (کوکر ۳۴۹ و نازیلی ۸۴) و متحمل (ارمغان و ورامین) به خشکی انجام گرفت. ارقام پنبه به عنوان کرت‌های فرعی در سه سطح آب مصرفی به‌عنوان کرت‌های اصلی (آبیاری به میزان $I_{33\%}$ (۰.۲۳)، $I_{66\%}$ (۰.۶۶) و $I_{100\%}$ (۱.۰۰) نیاز آبی) به‌صورت کرت‌های خرد شده، در قالب بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در مزرعه ایستگاه تحقیقات کشاورزی کاشمر در سال ۱۳۹۰ مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج نشان داد به دنبال تنش خشکی، میزان افزایش مقاومت روزنه‌ای ارقام متحمل بیشتر از ارقام حساس در شرایط بود. همچنین تنش خشکی سبب افزایش معنی‌دار دمای برگ (۱۵/۳ درصد) و کاهش معنی‌دار حداکثر کارایی فتوسیستم II (۱۴/۸ درصد) ارقام پنبه شد. علاوه بر این شیب تغییرات دمای برگ با افزایش مقاومت روزنه‌ای در ارقام حساس بیشتر از ارقام متحمل بود. نتایج همچنین بیانگر تفاوت معنی‌دار ارقام از نظر حداکثر کارایی فتوسیستم II بود. در این ارتباط رقم متحمل ورامین از بالاترین و رقم حساس کوکر ۳۴۹ از کمترین حداکثر کارایی فتوسیستم II برخوردار بودند. نتایج نشان داد شرایط تنش خشکی واکنش‌های فیزیولوژیک موثر بر رشد و عملکرد را در ارقام متحمل به میزان کمتری در مقایسه با ارقام حساس تحت تاثیر قرار می‌دهند.

واژه‌های کلیدی: تنش کمبود آب، دمای برگ، حداکثر کارایی فتوسیستم II، مقاومت روزنه‌ای.

مقدمه

تنش خشکی که یکی از چالش برانگیزترین موانع پیش روی تولید محصولات زراعی است، به گونه‌ای که به تنهایی مسبب ۴۵ درصد از کاهش محصولات زراعی می‌باشد (بل حسن و همکاران، ۱۹۹۶). بهره‌گیری از ارقام متحمل به تنش‌های محیطی با تولید مطلوب، یکی از رکن‌های مهم رسیدن به کشاورزی پایدار است. لذا شناخت اختلاف بین ارقام متحمل و حساس به تنش‌های محیطی امکان اصلاح و بهره‌گیری مطلوبتر از ارقام در شرایط تنش را فراهم آورده، سبب افزایش تولید و پایداری نظام کشت می‌شود. ارزیابی خصوصیات فیزیولوژیک گیاهی چون میزان هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز و یا تغییرات فلورسانس کلروفیل برگ ضمن آنکه بطور مستقیم تحت تاثیر تنش‌های محیطی قرار می‌گیرند بطور آشکاری نشان دهنده واکنش گیاه به تغییر شرایط رشد و نهایتاً مبین تغییرات رشد و عملکرد در گیاه می‌باشند (آرانجولو و همکاران، ۲۰۱۰). در این خصوص کاهش در میزان فعالیت فتوسنتز ناشی از عوامل بهم پیوسته متعددی از قبیل بسته شدن روزنه‌ای و کاهش فعالیت آنزیم‌های فتوسنتزی می‌باشد (بوتا و همکاران، ۲۰۰۴؛ آرانجولو و همکاران، ۲۰۱۰). ماساکسی و همکاران (۲۰۰۸) ابراز داشتند ارتباط تنگاتنگی بین هدایت روزنه‌ای با فتوسنتز وجود دارد و اینکه تغییرات در میزان هدایت روزنه‌ای در طول روز علت عمده تغییرات میزان فتوسنتز در گیاه پنبه بود. کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط محدودیت آب در پنبه گزارش شده است (فراچبود و لیپنر، ۲۰۰۳؛ پتیگریو، ۲۰۰۴). نتایج دیبا و همکاران (۲۰۱۲) نشان داد که با افزایش شدت تنش خشکی مقادیر فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای و تعرق پنبه کاهش پیدا کرد. علاوه بر این میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق در گیاه نیز روند کاهش مشابهی را نشان داد. هدایت روزنه‌ای در محتوای نسبی آب برگ ۷۵٪ بیشتر از ۴۰٪ کاهش یافت در حالیکه میزان کاهش برای محتوای نسبی آب برگ ۵۰٪ به ۵۰ درصد و در RWC برابر ۳۵٪ تا ۹۵ درصد کاهش نشان داد.

یولا و همکاران (۲۰۰۸) گزارش کردند میزان فتوسنتز، میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق بطور معنی‌داری در شرایط تنش آب کاهش پیدا کرد. علاوه بر این آنها تفاوت ژنوتیپی قابل ملاحظه‌ای در ارتباط با ویژگیهای تبادل گاز در بین ارقام مشاهده کردند. آنها همچنین ارتباط معنی‌دار و مثبتی بین هدایت روزنه‌ای و میزان فتوسنتز در هر دو سال و تحت شرایط تنش مشاهده کردند که بیانگر نقش مهم اثرات روزنه‌ای بر تنظیم میزان فتوسنتز برگ بود. میزان فتوسنتز بطور معنی‌داری با عملکرد وش و عملکرد بیولوژیک در شرایط تنش خشکی ارتباط داشت، در حالی که در شرایط نرمال از نظر آبیاری معنی‌دار نبود (یولا و همکاران، ۲۰۰۸).

یکی دیگر از روش‌های تشخیص تنش در گیاه اندازه‌گیری دمای کانوپی و گیاه است (ونجورا و همکاران، ۲۰۰۴؛ ونجورا و همکاران، ۲۰۰۶) که در مورد گیاه پنبه (کوهن و همکاران، ۲۰۰۵) مورد

استفاده قرار گرفته است و به‌عنوان معیاری از سطح دقیق تنش آب در گیاه در نظر گرفته شده است (لینون و جونز، ۲۰۰۴) که بدون تماس فیزیکی با استفاده از دماسنج‌های مادون قرمز امکان‌پذیر می‌باشد (ماهان و بیتر، ۲۰۰۸). ویگند و نامکن (۱۹۹۶) مشاهده نمودند دمای برگ‌های منفرد گیاه پنبه با پژمرده شدن ناشی از خشکی افزایش و با آماس برگ‌ها کاهش پیدا کرد. نتایج یک مطالعه مشخص نمود که فراوانی توزیع دماهای بالاتر کانوپی گیاه پنبه در شرایط تنش کم آبی (آبیاری به میزان ۵۰ درصد نیاز تبخیر و تعرق گیاه) به مراتب و به‌طور معنی‌داری بیشتر از شرایط آبیاری کامل بود. علاوه بر این اختلاف دمایی مشاهده شده بین ۳ تا ۶ درجه سانتی‌گراد بود (ونجورا و همکاران، ۲۰۰۴). نتایج مطالعات پادیا و همکاران (۲۰۱۲) نشان داد که شاخص هدایت روزنه‌ای متأثر از دمای کانوپی بود. علاوه بر این آنها همبستگی بالایی را بین دمای کانوپی و پتانسیل آب برگ در گیاه پنبه و نیز بین میزان آب خاک در ناحیه ریشه با هدایت روزنه‌ای برگ‌های پنبه گزارش نمودند.

اندازه‌گیری پارامترهای فلورسانس کلروفیل ابزاری قدرتمند برای مطالعه واکنش گیاه به تنش‌های محیطی می‌باشد (مکسول و جانسون، ۲۰۰۰؛ فراچبود و لیپنر، ۲۰۰۳). اندازه‌گیری پارامترهای فلورسانس کلروفیل یک روش مناسب و غیر تخریبی است که به دفعات جهت تعیین تفاوت‌های موجود بین گونه‌های گیاهی استفاده شده است (دوبروسکی و همکاران، ۲۰۰۵). پارامتر حداکثر کارایی فتوسیستم II به عنوان اصلی‌ترین فاکتور بین پارامترهای مورد بررسی کاربرد دارد و مقادیر این فاکتور برای یک گیاه سالم بین ۰/۷۵ تا ۰/۸۵ می‌باشد، در حالی که در اثر تنش مقدار آن کاهش می‌یابد (پتیت و همکاران، ۲۰۰۵). بیشتر گیاهان انرژی گرمایی اضافی دریافتی را با تنظیم نزولی فعالیت فتوسیستم II (PSII) برای محافظت از دستگاه فتوسنتزی از اثرات خسارت‌زای نور اضافی و همچنین بوسیله پراکنش دمای بالای برگ از بین می‌برند (اینامولا، ۲۰۰۵). تحلیل داده‌های فلورسانس کلروفیل گیاه پنبه مشخص نموده است که کارایی کوانتومی فتوسیستم II (PSII) که تحت شرایط غیر تنفس نوری ارتباط نزدیکی با کارایی کوانتومی تثبیت دی‌اکسید کربن دارد تحت شرایط تنش خشکی کاهش پیدا می‌کند (کیتاوا و لی، ۲۰۰۷). وانگ و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند که با افزایش تنش خشکی، عملکرد واقعی کوانتوم فتوسیستم II کاهش پیدا کرد در حالیکه حداکثر عملکرد کوانتم فتوسیستم II بین تیمارهای خشکی تفاوت زیادی را نشان نداد. دیبا و همکاران (۲۰۱۲) با مطالعه بر روی ژنوتیپ‌های پنبه، کاهش میزان تبادل گاز و نیز مقادیر انتقال الکترون و عملکرد فتوشیمیایی فتوسیستم II (F_{PSII}) را در شرایط تنش خشکی گزارش کردند. علاوه بر این آنها متوجه این نکته شدند که بخش عمده کاهش کارایی کوانتومی فتوسیستم II مربوط به کاهش ناشی از فروکاست فرآیندهای فتوشیمیایی (q_p) می‌باشد تا بکارگیری مکانیزم‌های تلف‌کننده انرژی (F_v/F_m) در دوره‌های طولانی مدت تنش خشکی (کیتاوا و لی، ۲۰۰۷). با اینحال تحت شرایط خاصی کارایی کوانتومی

فتوسیستم II زمانی که گیاه پنبه با تنش خشکی مواجه می‌شود افزایش می‌یابد (انالی و ارل، ۲۰۰۵؛ پتگریو، ۲۰۰۴).

لذا در این پژوهش واکنش‌های فیزیولوژیک گیاه پنبه بویژه در ارقام متحمل و حساس و در شرایط متفاوت تنش خشکی مورد ارزیابی و تجزیه و تحلیل قرار گرفته و روابط موجود بین این صفات با عملکرد وش به عنوان برآیند نهایی پاسخ گیاه به شرایط محیطی بررسی خواهد شد.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش دو رقم متحمل (ارمغان و ورامین) به همراه دو رقم حساس به خشکی (کوکر ۳۴۹ و نازیلی) به عنوان کرت‌های فرعی در ۳ سطح مهیایی آب خاک (به عنوان کرت‌های اصلی) با استفاده از آزمایش اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار در محل ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی کاشمر در سال ۱۳۹۰ مورد ارزیابی قرار گرفتند. قبل از کاشت بر اساس آزمون خاک مقادیر ۲۰۰ کیلو گرم در هکتار کود اوره (یک سوم به هنگام کاشت، یک سوم پس از تنک بوته و یک سوم در زمان گلدهی) و مقدار ۲۵۰ کیلو گرم سوپر فسفات تریپل (در زمان کاشت) به خاک اضافه شد. کاشت در ۲۰ اردیبهشت ماه در فواصل ردیف ۶۰ سانتی‌متری با فاصله روی ردیف ۲۰ سانتی‌متر انجام شد. هر کرت شامل چهار خط هشت متری بوده و آبیاری به صورت قطره‌ای با استفاده از لوله‌های تیپ (tape) با خروجی‌هایی بفاصله ۲۰ سانتی‌متر و آبدهی چهار لیتر در ساعت در هر متر از طول صورت گرفت. سطوح آبیاری عبارت بودند از: آبیاری به میزان ۳۳ درصد نیاز آبی پنبه ۱۳۳٪؛ آبیاری به میزان ۶۶ درصد نیاز آبی پنبه ۱۶۶٪ و آبیاری به میزان ۱۰۰ درصد نیاز آبی گیاه ۱۰۰٪ (شاهد). با استفاده از روش پنمن-مانتیث (با استفاده از آمار روزانه ایستگاه هواشناسی سینوپتیک کاشمر)، میزان تبخیر و تعرق محاسبه شد. در طول دوره رشد آفات با سموم متداول کنترل و سه نوبت وجین علف‌های هرز با دست صورت گرفت.

فلورسانس کلروفیل به وسیله دستگاه فلورومتر (OS1-FL Chlorophyll Fluorometer) و از بخش کناری جوانترین برگ کاملاً توسعه یافته (پنجمین برگ از راس گیاه در زمان اندازه‌گیری) با فاصله از رگبرگ میانی اندازه‌گیری شد. پارامترهای اندازه‌گیری شده شامل: فلورسانس اولیه برگ خو گرفته به نور (F_s)، بیشینه فلورسانس برگ خو گرفته به نور (F_{ms})، فلورسانس متغیر (ΔF) و حداکثر کارایی فتوسیستم II ($\Delta F/F_{im}$) بودند. دمای برگ و کانوپی با استفاده از دماسنج مادون قرمز مدل Testo-Quicktemp 850-1 انجام شد. برای اندازه‌گیری دمای برگ تعداد ۳ بوته از نقاط مختلف کرت بطور تصادفی انتخاب و در دو موقعیت سایه و آفتاب و به تعداد ۳ برگ از هر بوته انجام شد. برای اندازه‌گیری دمای کانوپی نیز با در نظر گرفتن زاویه یکسان بین دماسنج و زمین در موقعیت‌های بین و روی

ردیف‌های کاشت اقدام شد. برای اندازه‌گیری مقاومت روزنه‌ای برگ‌ها تعداد سه برگ جوان کاملاً توسعه یافته انتخاب و توسط دستگاه پرومتر مدل Decagon Devices, Inc میزان آن تعیین شد. برای تعیین عملکرد وش، درصد زودرسی (نسبت عملکرد وش چین اول به کل عملکرد وش)، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت (نسبت وزن وش به کل وزن خشک گیاه پنبه) دو ردیف وسط از هر کرت در سطحی معادل ۸/۴ مترمربع با حذف نیم متر از اول و آخر هر ردیف کاشت، برداشت و صفات فوق اندازه‌گیری شدند.

نتایج و بحث

مقاومت روزنه‌ای: کاهش آب مورد نیاز پنبه موجب افزایش معنی‌دار ($p < 0.01$) میزان مقاومت روزنه‌ای برگ‌ها شد (جدول ۱ و ۲). کاهش هدایت روزنه‌ای یا برعکس آن افزایش مقاومت روزنه‌ای برگ به انتشار و تبادل گاز در شرایط تنش کمبود آب به دفعات توسط محققان گزارش شده است (ماساکسی و همکاران، ۲۰۰۸؛ ژو و همکاران، ۲۰۰۹؛ دیبا و همکاران، ۲۰۱۲). نتایج نشان داد ایجاد تنش خشکی ($I_{66\%}$) موجب افزایش ۳۳/۳ درصدی مقاومت روزنه‌ای برگ‌ها نسبت به شاهد شد. افزایش شدت تنش خشکی در تیمار ($I_{33\%}$) مقاومت روزنه‌ای را به میزان کمتری نسبت به تنش خشکی اولیه (تیمار $I_{66\%}$) (۲۵/۶ درصد) افزایش داد، ولی نسبت به تیمار شاهد افزایش ۶۷/۴ درصدی را نشان داد. در پی تنش خشکی و کاهش قابلیت آب در دسترس برای گیاه، برگ‌ها با از دست دادن تدریجی محتوای آب نسبی خود از حالت آماس بیرون آمده و پژمرده شدند، که نوعی تطابق به شرایط خشکی محیطی است، در این ارتباط نتایج دیبا و همکاران (۲۰۱۲) نشان داد که با افزایش شدت تنش خشکی مقادیر فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای و تعرق کاهش پیدا کرد، به گونه‌ای که هدایت روزنه‌ای در محتوای آب نسبی برگ ۷۵٪ بیشتر از ۴۰ درصد کاهش یافت در حالی که میزان کاهش برای محتوای آب نسبی برگ ۵۰٪ به ۵۰ درصد و در محتوای آب نسبی برگ ۳۵ تا ۹۵ درصد کاهش نشان داد. وانگ و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند علی‌رغم کاهش محتوی نسبی آب برگ گیاه پنبه با افزایش شدت تنش خشکی، با این وجود تغییرات بوجود آمده در محتوی نسبی آب برگ ناچیز بود. این موضوع مبین توانایی بالای گیاه پنبه در حفظ میزان آب برگ در گیاه پنبه می‌باشد.

ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر میزان مقاومت روزنه‌ای تفاوت معنی‌داری ($p < 0.01$) را نشان دادند (جدول ۱). میزان مقاومت روزنه‌ای ارقام متحمل به خشکی ۲۲ درصد بیشتر از مقدار آن در ارقام حساس بود. بیشترین میزان مقاومت روزنه‌ای متعلق به رقم ارمغان و کمترین مقاومت روزنه‌ای متعلق به رقم کوکر ۳۴۹ بود (جدول ۲). رقم ورامین دارای حد متوسطی از مقاومت روزنه‌ای نسبت به سایر ارقام بود.

بر همکنش تیمارهای تنش خشکی و ارقام پنبه معنی‌دار ($p \leq 0/01$) بود (جدول ۱). بالاترین واکنش به تنش خشکی در ارتباط با مکانیزم تنظیم روزه‌های متعلق به رقم ارمغان بود. اعمال تنش خشکی در این رقم موجب شد تا مقاومت روزه‌های در تیمار ($I_{66\%}$) به میزان $76/6$ درصد و در تیمار ($I_{33\%}$) به میزان چشمگیر 147 درصد نسبت به شاهد افزایش پیدا نماید، در حالی که تنش خشکی کمترین تاثیر را بر میزان تغییرات مقاومت روزه‌های رقم کوکر 349 باقی گذاشت. به‌طوریکه اعمال تیمار خشکی ($I_{66\%}$) سبب افزایش $20/6$ درصدی مقاومت روزه‌های و تیمار خشکی ($I_{33\%}$) تنها موجب افزایش $27/2$ درصدی مقاومت روزه‌های این رقم شد (شکل ۱). نتایج حاکی از این بود که این رقم (کوکر 349) از قابلیت تنظیم روزه‌های پایینی در مواجهه با خشکی برخوردار بوده و از این رو قادر به تحمل تنش شدید و یا طولانی مدت نمی‌باشد. میزان تغییرات مقاومت روزه‌های رقم متحمل ورامین بدنبال تنش خشکی متوسط ($I_{66\%}$) و شدید ($I_{33\%}$) حاکی از افزایش $14/6$ و $36/4$ درصدی مقاومت روزه‌های نسبت به شرایط آبیاری کامل بود.

دمای برگ و کانوپی

یکی از تبعات کاهش هدایت روزه‌های در اثر تنش خشکی کاهش تعرق و محدودیت پراکنش گرمای اضافی توسط تعرق می‌باشد. از اینرو انتظار می‌رود دمای برگ تحت شرایط تنش خشکی افزایش یابد. در این خصوص نتایج حاکی از افزایش معنی‌دار ($p \leq 0/05$) دمای برگ بدنبال اعمال تنش خشکی بود (جدول ۱). افزایش مقاومت روزه‌ها در برابر تبادل دی‌اکسید کربن و بخار آب از یک طرف منجر به کاهش فتوسنتز (چاوز و همکاران، 2009 ؛ آرانجولو و همکاران، 2010) می‌شود، و از طرف دیگر سبب افزایش معنی‌دار ($p \leq 0/05$) دمای برگ به میزان $2/2$ درجه سانتی‌گراد در تیمار ($I_{66\%}$) و $6/3$ درجه سانتی‌گراد در تیمار ($I_{33\%}$) نسبت به تیمار شاهد ($I_{100\%}$) شد (جدول ۲؛ شکل ۲). این نتایج بیانگر افزایش 8 و $22/5$ درصدی دمای برگ به ترتیب در سطوح آبیاری 66 و 33 درصد نیاز آبی نسبت به گیاهان شاهد بود. افزایش دمای برگ در اثر کاهش هدایت روزه‌های تحت تنش خشکی توسط محققان تایید شده است (فالكنبرگ و همکاران، 2003 ؛ پادیا و همکاران، 2012). وانگ و همکاران (2007) خاطر نشان کردند تحت شرایط تنش خشکی قابلیت تعرق در برگ کاهش، در حالیکه دمای برگ افزایش پیدا کرد. علاوه بر این تحقیقات انجام شده نشان داد علی‌رغم کاهش محتوی نسبی آب برگ گیاه پنبه با افزایش شدت تنش خشکی، تغییرات بوجود آمده در محتوی نسبی آب برگ اندک بود. این موضوع مبین توانایی بالای گیاه پنبه در حفظ میزان آب برگ در گیاه پنبه می‌باشد. همچنین ویگند و نامکن (1996) مشاهده نمودند دمای برگ‌های منفرد گیاه پنبه با پژمرده شدن ناشی از خشکی افزایش و با آماس برگها کاهش پیدا کرد. افزایش دمای کانوپی بدنبال کاهش سطح آبیاری

معنی دار بود، بطوری که دمای کانوپی تا ۲۰/۸ درصد در سطح آبیاری ۳۳ درصد نیاز آبی افزایش نشان داد.

هدایت روزنه‌ای بیشتر در رقم کوکر ۳۴۹ موجب شد تا گیاه با شدت بیشتری نسبت به سایر ارقام تعرق نموده و سریعتر به پژمردگی برسد. از این رو تنها روش اتلاف انرژی نوری اضافه دریافت شده در شرایط عدم توانایی درگیر کردن انرژی فوتون‌های مازاد در سیستم فتوسنتزی، تلفات به صورت امواج گرمایی و نیز فلورسانس کلروفیل است. از این رو دما در این رقم و نیز رقم ارمغان بطور معنی‌داری بالاتر از دو رقم دیگر بود (جدول ۲). علاوه بر این همبستگی مثبت معنی‌داری بین مقاومت روزنه‌ای با دمای برگ بدست آمد (شکل ۳). پراکندگی نقاط حاصل از برازش این دو پارامتر نتیجه واکنش متفاوت ارقام مورد بررسی در این تحقیق بود. در این ارتباط نتایج نشان داد اعمال تنش خشکی سبب تغییرات متفاوت و معنی‌دار ($p \leq 0.05$) دمای برگ ارقام مورد بررسی شد. ارقام مورد بررسی از نظر تغییر در دمای برگ تحت شرایط تنش خشکی واکنش نسبتاً متفاوتی را نشان دادند. توجه به نتایج بدست آمده مؤید این نکته است که اختلاف دمایی برگ ارقام در شرایط نرمال تنها در ارتباط با میزان متفاوت هدایت روزنه‌ای آنها نبوده و عوامل دیگری چون میزان انعکاس نور از سطح برگ (به علت تفاوت موجود در میزان کرک ارقام) و نیز توانایی در پیچش برگ برخی ارقام در شرایط تنش خشکی در این امر دخیل میباشند. با این حال بطور متوسط شیب افزایش دمای برگ با افزایش شدت تنش در ارقام حساس نسبتاً بیشتر از ارقام متحمل در این تحقیق بود (شکل ۴). همبستگی بین مقاومت روزنه‌ای با دمای برگ در ارقام مورد بررسی (شکل ۵) حاکی از وجود تنوع ژنتیکی در ارتباط با تعدیل دمای برگ با استفاده از مکانیزم تنظیم روزنه‌ای و دیگر روشهای اجتناب از نور چون خمش و پیچش برگ، و میزان کرکدار بودن آن داشت. بنظر می‌رسد تفاوت معنی‌دار دمای کانوپی مشاهده شده در ارقام مختلف پنبه ناشی از تفاوت‌های مورفولوژیک و رشدی ارقام پنبه و تاثیر آن بر سطح سایه انداز و نتیجتاً میزان تبخیر و تعرق باشد.

فلورسانس کلروفیل

تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار ($p \leq 0.05$) حداکثر کارایی فتوسیستم II ($\Delta F/F_m$) شد (جدول ۱ و ۲). بطوریکه با کاهش آبیاری به میزان ۶۶ درصد نیاز مصرفی پنبه، حداکثر کارایی فتوسیستم II از ۰/۶۹۸ به ۰/۶۲۳ رسید. این موضوع نشان دهنده کاهش ۱۰/۷۵ درصدی حداکثر کارایی فتوسیستم II در نتیجه اعمال تنش خشکی می‌باشد. افزایش تنش خشکی با آبیاری به میزان ۳۳ درصد نیاز آبی پنبه موجب شد تا عدد حداکثر کارایی فتوسیستم II به ۰/۵۶۶ تقلیل یابد یعنی سیستم فتوسنتزی کاهشی برابر ۱۸/۹ را در ارتباط با تثبیت یک مول دی اکسیدکربن نسبت به مول

فوتون تاییده شده به برگ تجربه نماید. انالی و ارل (۲۰۰۵) و، کیتاوا و لی (۲۰۰۷) نیز کاهش حداکثر کارایی فتوسیستم II را تحت شرایط تنش خشکی گزارش کردند. یکی از اثرات تنش خشکی، اختلال در سیستم انتقال الکترون فتوسنتزی به جهت کاهش هدایت روزه‌ای و اختلالات بوجود آمده در سیستم آنزیمی تثبیت کننده دی‌اکسیدکربن در گیاه می‌باشد که متعاقباً منجر به افزایش دمای برگ و فلورسانس کلروفیل می‌شود (بوتا و همکاران، ۲۰۰۴). لذا با افزایش دمای برگ حداکثر کارایی فتوسیستم II ($\Delta F/Fm$) در نتیجه اعمال تنش خشکی کاهش می‌یابد. این موضوع بوضوح بوسیله همبستگی معنی‌دار بین دمای برگ و حداکثر کارایی فتوسیستم II تایید شد (شکل ۶ الف). رابطه منفی و معنی‌دار مشاهده شده بین مقاومت روزه‌ای با کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II نتیجه تاثیر مستقیم کاهش هدایت روزه‌ای بر افزایش سهم مکانیزم‌های تلف کننده انرژی فوتون‌ها در مسیری خارج از تثبیت دی‌اکسید کربن در گیاه می‌باشد (شکل ۶-ب).

واکنش ارقام به تنش خشکی در ارتباط با تاثیر بر حداکثر کارایی فتوسیستم II از نظر آماری معنی‌دار بود ($p \leq 0/05$) (جدول ۱). در این خصوص رقم متحمل به خشکی ورامین با ۰/۶۶۵ از بالاترین و رقم حساس به خشکی کوکر ۳۴۹ با ۰/۵۸۸ از کمترین حداکثر کارایی فتوسیستم II ($\Delta F/Fm$) برخوردار بودند (جدول ۲). حداکثر کارایی فتوسیستم II ($\Delta F/Fm$) پایین رقم کوکر ۳۴۹ ناشی از محتوای آب نسبی برگ پایین (داده های گزارش نشده)، دمای بالاتر برگ و احتمالاً ظرفیت پایین سیستم انتقال الکترون فتوسنتزی در فتوسیستم II این رقم در مقایسه با سایر ارقام مورد بررسی بود.

عملکرد

تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار ($p \leq 0/01$) عملکرد شد (جداول ۱ و ۲). نتایج نشان داد اعمال تیمارهای $I_{66\%}$ و $I_{33\%}$ به ترتیب سبب کاهش ۲۱/۵ درصد و ۴۶ درصد عملکرد نسبت به شاهد شد. ارقام پنبه از نظر عملکرد وش تفاوت معنی‌داری ($P \leq 0/01$) داشتند (جدول ۱) و عملکرد رقم ورامین بطور معنی‌داری نسبت به سایر ارقام بالاتر بود (جداول ۱ و ۲). اثر متقابل تنش آب و ارقام پنبه نیز از نظر آماری معنی‌دار ($P \leq 0/05$) بود (جدول ۱ و شکل ۷) به طوری که اعمال تیمار ($I_{66\%}$) سبب کاهش عملکرد ارقام متحمل به تنش خشکی به میزان ۱۶/۵ درصد نسبت شرایط نرمال شد، در حالیکه مقدار آن برای ارقام حساس مورد مطالعه ۲۷/۸ درصد بود. با توجه به نتایج بدست آمده رقم کوکر ۳۴۹ با بالاترین میزان کاهش عملکرد (۳۱/۱ و ۶۱/۵ درصد به ترتیب در تیمارهای ۶۶ و ۳۳ درصد نیاز آبی نسبت به شاهد) در مواجهه با تنش خشکی به عنوان حساس‌ترین و ارقام ورامین و ارمان با کمترین تاثیر از تنش خشکی در این ارتباط به عنوان متحمل‌ترین رقم نسبت به شرایط تنش خشکی شناخته شد.

عملکرد وش با افزایش شدت تنش خشکی بواسطه افزایش میزان مقاومت روزنه‌ای و دمای برگ و کاهش میزان کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در گیاه کاهش پیدا کرد. تنش خشکی کمترین تاثیر را بر میزان تغییرات مقاومت روزنه‌ای رقم کوکر ۳۴۹ باقی گذاشت. این موضوع باعث می‌شد تا این رقم در طی در هر دوره آبیاری بویژه در دوره حداکثر نیاز آبی (نیمه اول تیر ماه تا اواخر مرداد ماه که مصادف با غوزه بندی پنبه می‌باشد) نتواند خشکی را تحمل نموده، برگها به دلیل تعرق زیاد آماس خود را از دست داده و پژمرده شوند، عامل مهمی که می‌تواند متعاقباً به کاهش فتوسنتز خالص انجامیده و نهایتاً افت عملکرد را در پی داشته باشد. علاوه بر این روابط بدست آمده بین عملکرد و صفات مورد اشاره نشان داد که افزایش دمای برگ موجب کاهش معنی‌دار عملکرد پنبه شد (شکل ۸ الف) و بالاترین مقادیر عملکرد در دامنه دمایی ۲۶ تا ۲۸ درجه سانتی‌گراد بدست آمد. بر اساس معادله بدست آمده از رابطه فوق الذکر به نظر می‌رسد افزایش دمای برگ به ۴۰ درجه سانتی‌گراد سبب کاهش شدید عملکرد شود. همچنین مشخص شد که با کاهش حداکثر کارایی فتوسیستم II در نتیجه تنش خشکی عملکرد بطور معنی‌داری به صورت خطی کاهش می‌یابد (شکل ۸-ب). دامنه حداکثر کارایی فتوسیستم II بین ۰/۶ تا ۰/۷۵ بیشترین مقادیر عملکرد وش را حاصل نمود. با این وجود رابطه مشخص معنی‌داری بین عملکرد و مقاومت روزنه‌ای بدست نیامد.

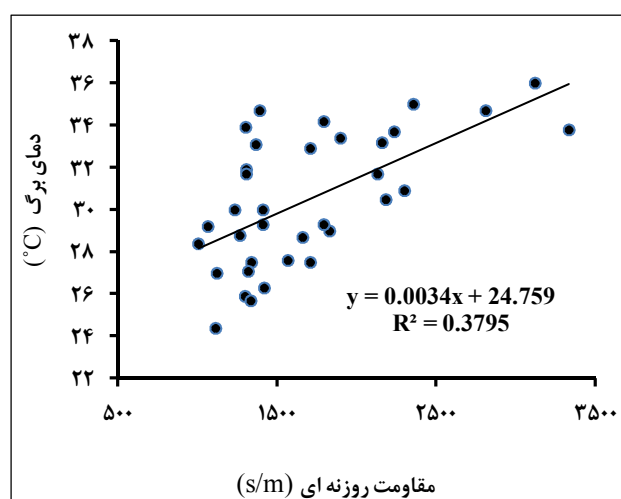
جدول ۱: منابع تغییر، درجه آزادی و میانگین مربعات مقاومت روزنه‌ای، دمای برگ و کانوپی، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و عملکرد پنبه

منابع تغییر	درجه آزادی	مقاومت روزنه‌ای	دمای برگ	دمای کانوپی	حداکثر کارایی فتوسیستم II ($\Delta F/F_m$)	عملکرد
تکرار	۲	۱۲۲۳۴/۲۵	۰/۶۴۳	۲/۲۵۴	۰/۰۰۳	۳۰۸۳۴/۱۴۲
سطوح آبیاری	۲	۲۱۹۰۱۸۸/۵۸۳**	۱۲۰/۸۷۶*	۱۱۴/۲۴۷**	۰/۰۵۳**	۱۱۶۴۹۲۳۸/۹۹۶**
خطای a	۴	۱۷۲۸۰/۰۸۳	۸/۰۸۵	۳/۸۸۷	۰/۰۰۲	۲۸۳۳۲/۵۳۷
رقم	۳	۱۴۵۸۴۴/۷۳۱**	۹/۰۴۵*	۱۳/۹۴۲*	۰/۰۰۹*	۴۸۶۵۰۸۹/۲۵۴**
آبیاری × رقم	۶	۳۶۲۷۷۶/۰۶۵**	۱/۱۷۹	۲/۲۶۹	۰/۰۰۱	۶۶۵۵۳/۰۹۰*
خطای b	۱۸	۱۳۶۶۳/۳۹۸	۲/۶۳۱	۳/۴۵۸	۰/۰۰۲	۲۳۰۵۳/۸۶۲
ضریب تغییرات		٪۶/۹	٪۵/۳	٪۵/۷۹	٪۶/۷۲	٪۴/۵۸

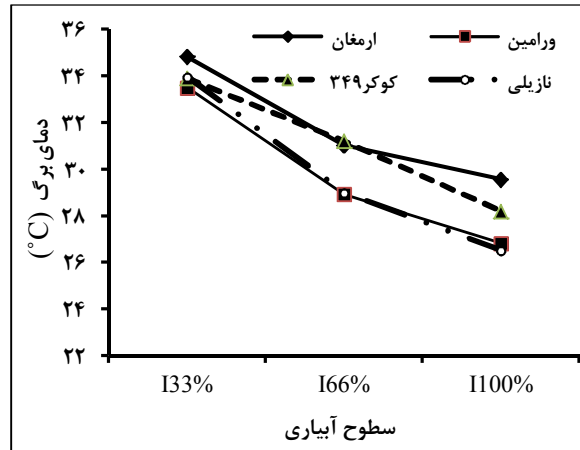
* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال آماری ۵ و ۱ درصد

جدول ۲: مقایسه میانگین صفات مقاومت روزنه‌ای، دمای برگ و کانوپی، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و عملکرد پنبه در تیمارهای آبیاری و در ارقام مختلف پنبه

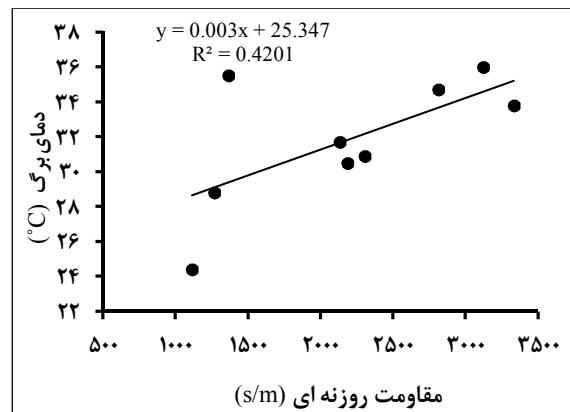
عملکرد (kg/ha)	حداکثر کارایی فتوسیستم ($\Delta F/F_m$) II	دمای کانوپی (°C)	دمای برگ (°C)	مقاومت روزنه‌ای (s/m)	تیمار
۲۳۰۹/۸	۰/۵۶۶	۳۵/۴	۲۷/۸	۲۱۲۲/۷	I _{33%}
۳۳۵۷/۳	۰/۶۲۳	۳۱/۷	۳۰/۰	۱۶۹۰/۳	I _{66%}
۴۲۷۹/۱	۰/۶۹۸	۲۹/۳	۳۴/۱	۱۲۶۸/۳	I _{100%}
۱۹۰/۸	۰/۰۵	۲/۲	۲/۲	۱۴۹	LSD _(0.05)
۳۷۲۶/۲	۰/۶۳۱	۳۲/۷	۳۱/۸	۲۱۸۰/۲	ارمغان
۴۱۳۶/۲	۰/۶۶۵	۳۱/۲	۲۹/۷	۱۵۴۳/۴	ورامین
۲۵۹۷/۵	۰/۵۸۸	۳۲/۵	۳۱/۱	۱۲۳۳/۸	کوکر ۳۴۹
۲۸۰۱/۶	۰/۶۳۳	۳۱/۰	۲۹/۸	۱۸۱۷/۶	نازلی ۸۴
۱۵۰/۴	۰/۰۴	۱/۸	۱/۶	۱۱۵/۸	LSD _(0.05)



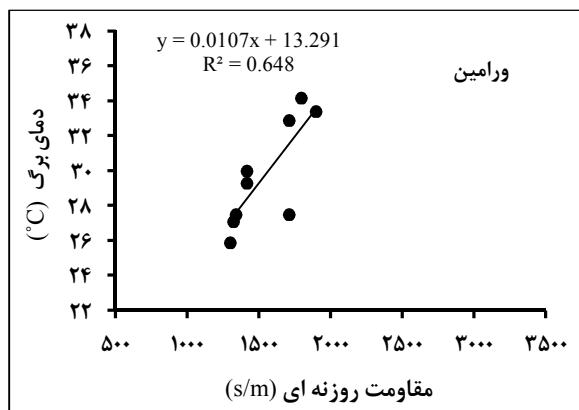
شکل ۱: اثر مقادیر مختلف آبیاری بر اساس نیاز آبی پنبه بر میزان مقاومت روزنه‌ای



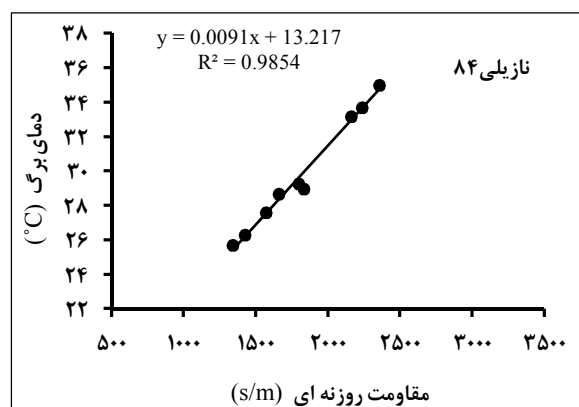
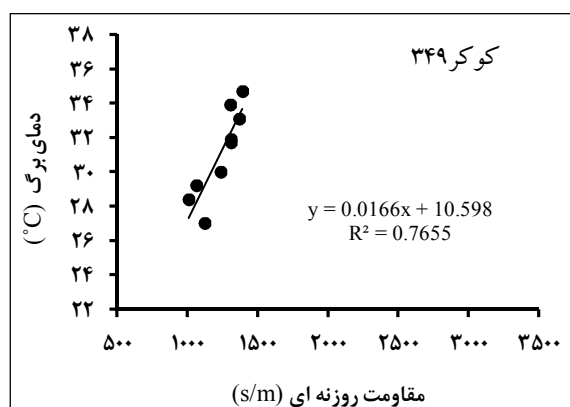
شکل ۲: اثر مقادیر مختلف آبیاری بر اساس نیاز آبی پنبه بر دما و میزان مقاومت روزنه‌ای برگ



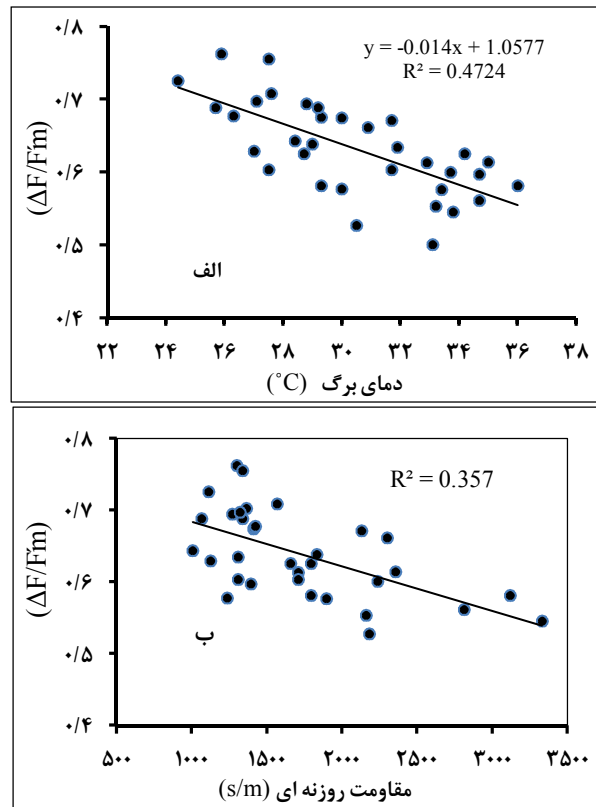
شکل ۳: رابطه بین مقاومت روزنه‌ای و دمای برگ



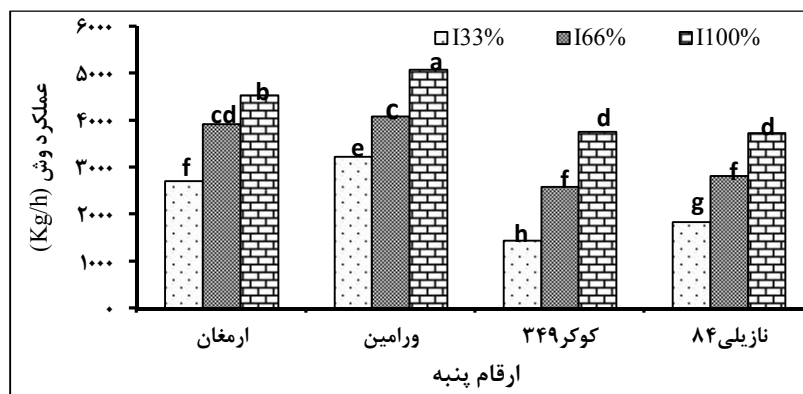
شکل ۴: اثر مقادیر مختلف آبیاری بر دمای برگ ارقام پنبه



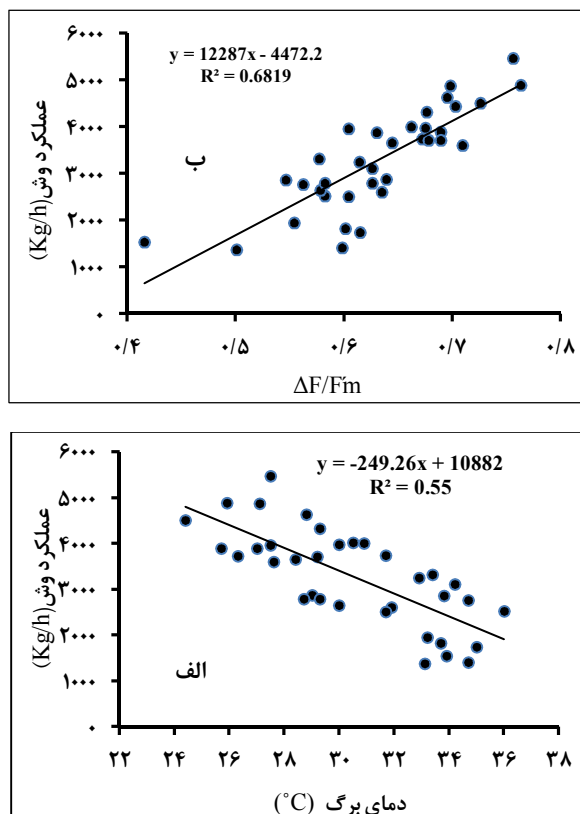
شکل ۵: رابطه بین مقاومت روزانه‌ای و دمای برگ در ارقام پنبه



شکل ۶: رابطه بین حداکثر کارایی فتوسیستم II با الف) دمای برگ و ب) مقاومت روزنه‌ای برگ



شکل ۷: اثر مقادیر مختلف آبیاری بر اساس نیاز آبی پنبه بر عملکرد وش ارقام مختلف پنبه (میانگین‌های دارای یک حرف مشترک در سطح احتمال ۵ درصد اختلاف معنی داری ندارند).



شکل ۸: رابطه بین عملکرد با الف) دمای برگ و ب) حداکثر کارایی فتوسیستم II

نتیجه‌گیری

وجود طیف گسترده‌ای از تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی در پنبه سبب شده است تا ارقام پنبه از ظرفیت‌های متفاوتی در ارتباط با کنترل روزنه‌ای، کاهش توان پرتوی در شرایط تنش از طریق فلورسانس کلروفیل و در نهایت تعدیل دمای برگ باشند. مجموعه این عوامل به‌طور مستقیم و غیر مستقیم بر میزان تبادل دی اکسید کربن و نتیجتاً بر عملکرد تاثیر می‌گذارند. در این خصوص نتایج بدست آمده نشان داد اولاً تنش خشکی منجر به تغییر صفات فوق شده و ثانیاً میزان این تغییرات در ارقام متحمل و حساس به خشکی متفاوت بود. بگونه‌ای که ارقام متحمل در شرایط تنش خشکی هدایت روزنه‌ای خود را در مقایسه با ارقام حساس به میزان بیشتری کاهش دادند و از این نظر از محتوای نسبی آب برگ بالاتری برخوردار بودند. با این وجود ارقام متحمل با توجه به ویژگی‌های برگ خود توانایی تعدیل دمای برگ بیشتری را در مقایسه با ارقام حساس داشتند، به صورتی که بطور

متوسط شیب افزایش دمای برگ با افزایش شدت تنش در ارقام حساس نسبتاً بیشتر از ارقام متحمل در این تحقیق بود. همچنین نتایج بیانگر افزایش سهم هدر رفت انرژی نوری در مسیری خارج از تثبیت دی اکسید کربن بدنبال اعمال تنش خشکی بویژه در ارقام حساستر بود. بگونه‌ای که حداکثر کارایی فتوسیستم II ($\Delta F/F_m$) که نشانه راندمان تبدیل مول انرژی فوتون به مول کربن تثبیت شده در فرآیند فتوسنتز است در ارقام حساس به خشکی کمتر از ارقام متحمل بود.

منابع

1. Aranjuelo I., Molero, G., Erice G., Avice, J.C., and Nogués, S. 2010. Plant physiology and proteomics reveals the leaf response to drought in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Journal of Experimental Botany*. 62: 111-123.
2. Belhassen, E. 1996. Drought in higher plants: Genetical physiological and molecular biological analysis. ENSA-INR SGAP. Montpellier, France. 152pp.
3. Bota, J., Medrano, H., and Flexas, H. 2004. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New Phytol*. 162: 671-681.
4. Chaves, M.M., Flexas J., and Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annual Botany*. 103: 551-560.
5. Cohen, Y., Alchanatis, V., Meron, M., Saranga, Y., and Tsipris, J. 2005. Estimation of leaf water potential by thermal imagery and spatial analysis. *Journal of Experimental Botany*. 56:1843-1852.
6. Deeba, F., Pandey, A.K., Ranjan, S., Mishra, A., Singh, R., Sharma, Y.K., Shirke, P.A., and Pandey, V. 2012. Physiological and proteomic responses of cotton (*Gossypium herbaceum* L.) to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 53:6-18.
7. Dobrowski, S.Z., Pushnik, J.C., Tejada, P.J., and Ustin, S.L. 2005. Simple reflectance indices track heat and water stress-induced changes in steady-state chlorophyll fluorescence at the canopy scale. *Remote Sensing Environment*. 97:403-414.
8. Ennahli, S., and Earl, H.J. 2005. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. *Crop Science*. 45:2374-2382.
9. Falkenberg, N.R., Piccinni, G., Cothren, J.T., Leskovar, D.I., and Rush, C.M. 2003. Remote sensing of biotic and abiotic stress for irrigation management of cotton. *Agricultural Water Management*. 87:23-31.
10. Fracheboud, Y., and Leipner, J. 2003. The application of chlorophyll fluorescence to study light, temperature, and drought stress, in: J.R. DeEll, P.M.A. Toivonen (Eds.), *Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp: 125-150.

11. Inamullah, I.A. 2005. Adaptive responses of soybean and cotton to water stress II. Changes in CO₂ assimilation rate, chlorophyll fluorescence and photochemical reflectance index in relation to leaf temperature. *Plant Production Science*. 8:131-138.
12. Kitao, M., and Lei, T.T. 2007. Circumvention of over-excitation of PSII by maintaining electron transport rate in leaves of four cotton genotypes developed under long-term drought. *Plant Biology*. 9: 69-76.
13. Leinonen, I., and Jones, H.G. 2004. Combining thermal and visible imagery for estimating canopy temperature and identifying plant stress. *Journal of Experimental Botany*. 55: 1423-1431.
14. Mahan, J.R., and Yeater, K.Y. 2008. Agricultural applications of a low-cost infrared thermometer. *Computers and Electronics in Agriculture*. 64: 262-267.
15. Massacci, A., Nabiev, S.M., Pietrosanti, L., Nematov, S.K., Chernikova, T.N., Thor, K., and Leipner, J. 2008. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry* 46: 189-195.
16. Maxwell, K., and Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 51: 659-668.
17. Padhia, J., Misraa, R.K., and Payero, J.O. 2012. Estimation of soil water deficit in an irrigated cotton field with infrared thermography. *Field Crop Research*. 126:45-55.
18. Petite, A.M., Rueda, A.M., and Lacuesta, M. 2005. Effect of cold storage treatments and transplanting stress on gas exchange, chlorophyll fluorescence and survival under water limiting conditions of *Pinus radiata* stock-types. *European Journal of Forest Research*. 124: 73-82.
19. Pettigrew, W.T. 2004. Physiological consequences of moisture deficit stress in cotton. *Crop Science*. 44:1265-1272.
20. Ullah, I., Rahmana, M.U., Ashraf, M., and Zafar, Y. 2008. Genotypic variation for drought tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.), Leaf gas exchange and productivity. *Flora*. 203:105-115.
21. Wang, Ch.y., Isoda A., LI, M.s. and Wang D.l. 2007. Growth and Eco-Physiological Performance of Cotton under Water Stress Conditions. *Agricultural Sciences in China*. 6(8): 949-955.
22. Wanjura, D.F., Maas, S.J., Winslow, J.C. and Upchurch, D.R. 2004. Scanned and spot measured canopy temperatures of cotton and corn. *Computers and Electronics in Agriculture*. 44: 33-48.
23. Wanjura, D.F., Upchurch, D.R., and Mahan, J.R. 2006. Behavior of temperature-based water stress indicators in biotic-controlled irrigation. *Irrigation Science*. 24: 223-232.

24. Wiegand, C.L., and Namken, L.N. 1996. Influences of plant moisture stress, solar radiation and air temperature on cotton leaf temperature. *Agronomy Journal*. 58: 552–556.
25. Zhu, J.J., Zhang, J.L., Liu, H.C., and Cao, K.F. 2009. Photosynthesis, non-photochemical pathways and activities of antioxidant enzymes in a resilient evergreen oak under different climatic conditions from a valley-savanna in Southwest China. *Physiol. Planetarium*, 135: 62–72.

