

اثر محلول پاشی مтанول بر محتوای آب نسبی، محتوای کلروفیل و فلورسانس کلروفیل برگ چغندرقند در شرایط تنش کمبود آب

ایمان نادعلی^{۱*}، فرزاد پاکنژاد^۲، فواد مرادی^۳، محمد نصیری^۴ و علیرضا پازوکی^۵
۱، دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج
۳، استادیار مؤسسه بیوتکنولوژی کرج، ۴، استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد ورامین
۵، استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد شهر ری
(تاریخ دریافت: ۸۸/۴/۱۵ - تاریخ تصویب: ۸۹/۳/۲۶)

چکیده

به منظور بررسی اثر محلول پاشی مтанول بر محتوای آب نسبی، محتوای کلروفیل و فلورسانس کلروفیل برگ چغندرقند در شرایط تنش کمبود آب آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار در اردیبهشت سال ۱۳۸۷ در مزرعه پژوهشی دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج واقع در ماهدشت کرج به اجراء در آمد. عامل محلول پاشی مтанول با ۶ سطح، شاهد (بدون محلول پاشی) و ۷ و ۱۴ و ۲۱ و ۲۸ و ۳۵ درصد حجمی مтанول بود که به هر کدام از سطوح ۲ گرم در لیتر گلیسین اضافه شد. محلول پاشی از ۱۶ برگه شدن گیاه، در سه نوبت انجام شد. عامل آبیاری نیز با دو سطح عادی (آبیاری پس از ۴۰ درصد تخلیه رطوبتی قابل دسترس) و تنش خشکی (آبیاری پس از ۷۰ درصد تخلیه رطوبتی قابل دسترس) اعمال شدند. محلول پاشی ۳ بار طی فصل رشد گیاه و با فواصل ۱۴ روزه روی گیاه انجام شد. نتایج نشان داد بین سطوح مختلف مтанول اختلاف معنی‌داری در مؤلفه‌های فلورسانس اولیه (F0) و فلورسانس متغیر (FV) و فلورسانس حداکثر (FM) وجود نداشت ولی در مؤلفه عملکرد کوانتمومی فتوشیمیائی (FV/FM) اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد وجود داشت. تفاوت بین سطوح مтанول قبل از محلول پاشی سوم از نظر تأثیر بر محتوای کلروفیل معنی‌دار نبود در حالی که بعد از محلول پاشی سوم بین آنها اختلاف معنی‌داری در سطح ۵ درصد مشاهده شد. نتایج نشان داد که تنش خشکی باعث کاهش معنی‌داری در فلورسانس حداکثر (FM) و فلورسانس متغیر (FV) و همچنین عملکرد کوانتمومی فتوشیمیائی (FV/FM) در سطح پنج درصد می‌گردد. در حالی که در مؤلفه فلورسانس اولیه (F0) اختلافی دیده نشد. تحت شرایط تنش خشکی افزایش معنی‌داری در سطح پنج درصد در محتوای کلروفیل حاصل شد، و بین عملکرد شکر سفید و عملکرد کوانتمومی فتوشیمیائی بیشترین همبستگی مشاهده شد ($R^2=0.45^{**}$). بین سطوح مтанول و سطوح آبیاری نیز در محتوای آب نسبی اختلاف معنی‌داری در سطح یک درصد مشاهده شد. در این آزمایش در هیچ کدام از صفات اثرات متقابل معنی‌دار نبود. با توجه به افزایش سطوح مтанول در مؤلفه عملکرد کوانتمومی فتوشیمیائی (FV/FM) می‌توان گفت احتمالاً مтанول بازدارندگی نوری در گیاهان تیمار شده را کاهش می‌دهد. تنش خشکی نیز با آسیب به دستگاه فتوستنتزی بر ظرفیت پذیرش الکترون اثر منفی داشت.

واژه‌های کلیدی: محلول پاشی مтанول، تنش خشکی، فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل،
محتوای آب نسبی، چغندرقند.

مقدمه

تنش خشکی عامل برهم زننده تعادل از طریق اختلال در فرایندهای فیزیولوژیک و بیولوژیک در گیاه می‌باشد (Ober, 2001). تحت شرایط تنش خشکی بعلت تغییر در برخی واکنش‌های بیوشیمیائی رشد در گیاه کاهش می‌یابد (Lauer et al., 1992). تنش خشکی همراه با تابش زیاد و افزایش دما باعث افزایش میزان بازدارندگی نوری می‌شود. اثر خشکی و نور زیاد بر فتوسیستم ۲ موجب خسارت به وظایف فتوشیمیائی این فتوسیستم می‌شود و به عبارتی بازدارندگی در انتقال الکترون را باعث می‌شود (Lu et al., 2002). علاوه بر محدودیت فرایندهای نوری، ورود دی اکسید کربن نیز کم شده و انتقال الکترون در اثر محدودیت دی اکسید کربن کاهش یافته و قدرت آسیمیلاسیون نیز محدود می‌شود (Boyer et al., 1987). مراکز واکنش فتوسیستم ۲ که یکی از اجزای مهم سیستم انتقال الکترون هستند، تحت شرایط تنش خشکی قادر به جذب انرژی برانگیخته نیستند و اگر این انرژی به نحوی تخلیه نشود ممکن است برای فتوسیستم ۲ بعلت احیای بیش از حد مراکز واکنش و تولید اکسیژن فعال مضر باشد (Bolhar-Nordenkampf et al., 1991).

به منظور تعیین وضعیت فیزیولوژیکی گیاه و میزان آسیب واردہ به دستگاه فتوسنتزی از تکنیکی به نام سنجش فلورسانس کلروفیل استفاده می‌شود. در واقع میزان فلورسانس کلروفیل تابعی از فعالیت فتوسنتزی برگ می‌باشد که می‌تواند در تشخیص مدت تنش‌های محیطی مورد استفاده قرار گیرد (Lichtenthaler, 1988). با توجه به اینکه توازن بین فرایندهای سوخت و ساز و انرژی‌زا تحت تأثیر تنش‌های گرمائی و خشکی قرار می‌گیرد با استفاده از این تکنیک می‌توان عدم توازن بین این دو فرایند را مشخص نمود. از فلورسانس کلروفیل در برنامه‌های اصلاحی بهبود تحمل به سرما در ذرت و برنج و همچنین مقاومت به گرما در آفتگردان (Wilson et al., 1993) و تحمل به تنش خشکی در سیب‌زمینی استفاده شده است (Ranalli et al., 1997).

فلورسانس اولیه (F0) و فلورسانس حداکثر (FM) از اجزای مورد نظر در تعیین میزان فلورسانس کلروفیل می‌باشند. مشخص شده است فلورسانس اولیه (F0)

توسط تنش‌های محیطی دچار تغییراتی می‌شود که علت آن دگرگونی ساختار و تغییر در رنگدانه‌های فتوسیستم ۲ می‌باشد. نتایج آزمایش‌های Vazan et al. (2002) Mohammadian et al. (2002) (Mohammadian et al., 2003) Theodoridou et al. (1991) Nordenkampf et al. (2002) گزارش دادند مصرف متابولیت کاهش اندازه مولکول‌های کلروفیل آتنن فتوسیستم‌ها در ۲۰ ساعته اولیه محلول‌پاشی می‌شود که این منجر به جذب کمتر نور و حفظ دستگاه فتوسنتزی می‌شود. افزایش یافته است. افزایش محتوای کلروفیل و نیز غلظت کاروتین تحت این شرایط در آزمایش دیگری نیز روی چغندرقند مشاهده شده است (Khafagi et al., 1997). مهمترین فایده متابولیت جلوگیری و کاهش اثر تنش‌های القاء شده به گیاهان زراعی در اثر انجام تنفس نوری در آنهاست (Nonomura, 1993).

Rajala et al. (1998) علت کاهش تنفس نوری را در گیاهان تیمار شده با متابولیت اکسیداسیون سریع متابولیت به دی اکسید کربن و ترکیب شدن آن با ریبوولز ۵-۱ بیس فسفات کربوکسیلاز و کم شدن رقبابت اکسیژن می‌دانند. تیمار برگ توتون با متابولیت سبب افزایش محتوای کلروفیل برگ شد (Ramirez et al., 2006). در برگ گندم، یولاف و برگ مو هم مقدار کلروفیل بعد از محلول‌پاشی متابولیت افزایش معنی‌داری را نشان داد (Rajala et al., 1998; Romadant, 2005). یکی از مهمترین تغییرات ناشی از تنش خشکی کاهش محتوای آب نسبی برگ (RWC) می‌باشد. این صفت می‌تواند توانمندی گیاه را در تحمل به تنش خشکی نشان دهد (Vazan et al., 2002). کاهش محتوای آب نسبی و بسته شدن روزنه‌ها اولین تأثیر تنش خشکی بوده که از طریق اختلال در ساخت مواد فتوسنتزی موجب کاهش میزان عملکرد می‌شود (Anonymous, 1993). گزارش‌هایی وجود دارد که نشان می‌دهد محلول‌پاشی

روی اندام هوایی ۳ بار طی فصل رشد و با فواصل ۱۴ روزه انجام شد. اولین محلولپاشی در ۲۵ تیرماه با ۱۶ برگه شدن گیاه و محلولپاشی‌های بعدی در زمان رشد اصلی گیاه بود. با توجه به سمی بودن مтанول زمان محلولپاشی پس از پشت سرگذاشتن گرمای روزانه برای جلوگیری از سوختن برگ‌ها بود. محلولپاشی‌ها در ساعت ۱۷ بعداز ظهر انجام شد.

محلولپاشی بوته‌ها تا زمان جاری شدن قطره‌های محلول روی برگ‌های گیاه ادامه یافت. عامل دیگر مورد بررسی شامل آبیاری پس از ۴۰ درصد تخلیه رطوبتی قابل دسترس (آبیاری عادی) و آبیاری پس از ۷۰ درصد تخلیه رطوبتی قابل دسترس (تنش خشکی) بود. زمان آبیاری به وسیله بلوك گچی بر اساس تخلیه رطوبتی خاک مشخص می‌شد و آبیاری انجام می‌گرفت.

بلوك‌ها قبلًا مورد آزمایش واسنجی قرار گرفته بود و از منحنی تخلیه رطوبتی قابل دسترس که توسط Paknejad et al. (2007) در مزرعه دانشگاه به دست آمده بودند استفاده شد (شکل ۱).

هرکرت شامل ۶ خط کاشت به طول ۵ متر با فاصله بین ردیفی ۶۰ سانتی‌متر که فاصله بوته‌ها روی ردیف ۲۰ سانتی‌متر بود. تراکم در هر کرت ۱۰ بوته در مترمربع بود.

کود نیتروژن در دو قسمت همزمان با کاشت و پس از تنک و وجین و استقرار کامل بوته‌ها (مرحله ۶ برگی) در مزرعه پخش شد. مقدار کل مصرف کود نیتروژن ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار از منبع اوره بود. همچنین همزمان با کاشت ۱۵۰ کیلوگرم سوپرفسفات تریپل به زمین داده شد از آنجائی که چوندرقند به تنش‌های غیرزیستی از جمله تنش کمبود آب در مراحل اولیه رشد حساس است بنابراین در مرحله جوانهزنی تا استقرار کامل گیاه آبیاری به اندازه کافی انجام شد و از مرحله ۸ برگی به بعد با توجه به تخلیه رطوبت خاک تیمار تنش اعمال شد. اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل یک روز بعد از محلولپاشی سوم انجام شد.

اندازه‌گیری محتوای کلروفیل نیز یک روز قبل و یک روز بعد از محلولپاشی سوم انجام گرفت. برای تعیین محتوای کلروفیل از هر کرت ۳ بوته انتخاب و عدد کلروفیل متر آن با استفاده از دستگاه کلروفیل متر

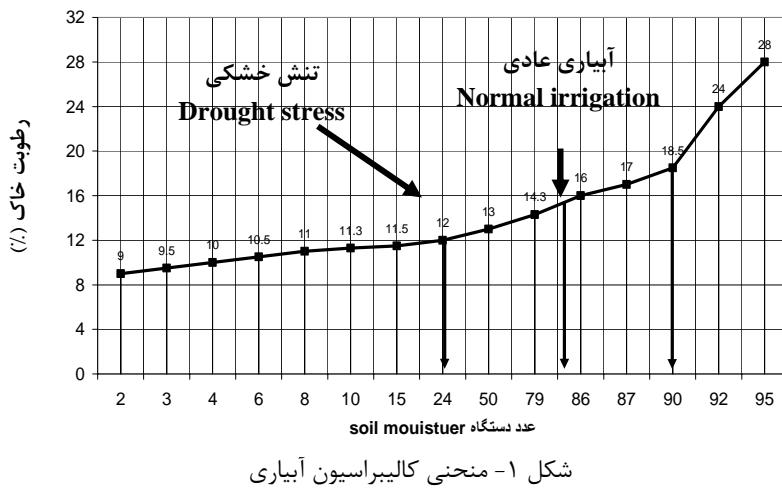
متانول سبب کاهش نیاز آبی گیاهان در شرایط گرم می‌شود (Ramirez, 2006). طبق گزارشات Rajala et al. (1998) متابولیسم متانول منجر به افزایش قندسازی در برگ‌ها می‌شود که این سبب افزایش فشار آماس و افزایش سرعت آسیمیلاسیون و رشد در گیاهان تیمار شده با آن می‌شود. افزایش محتوای آب نسبی و تورژسانس در بادام زمینی نیز گزارش شده است (Safarzade vishkaei., 2007).

هدف کلی این بررسی مطالعه اثرات محلولپاشی سطوح متانول و تنفس خشکی بر محتوای آب نسبی، محتوای کلروفیل و فلورسانس کلروفیل بود. با توجه به خواص ضد تنفسی متانول هدف اصلی تحقیق اثر متانول بر فعالیت دستگاه فتوسنتزی برگ گیاه تحت شرایط تنفس خشکی بود.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال ۱۳۸۷ در مزرعه پژوهشی دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج (واقع در ۳۵ درجه و ۴۵ دقیقه عرض شمالی و ۵۱ درجه و ۶ دقیقه طول شرقی به ارتفاع ۱۳۱۳ متر از سطح دریا) انجام شد. بافت خاک لومی رسی با $pH=7/6$ و شوری در عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متری خاک برابر $5/55$ (دسی‌زیمنس بر مترمربع) بود. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوك کامل تصادفی در سه تکراریه اجراء در آمد. آبیاری به صورت نشتشی و زمان کاشت بذر ۱۵ اردیبهشت بود. بذر مورد بررسی رقم رسول بود که از موسسه تحقیقات چوندرقند ایران تهیه شد. عوامل مورد بررسی شامل محلولپاشی شاهد، آب و بدون مصرف متانول، ۱۴، ۷، ۲۱، ۲۸ و ۳۵ درصد حجمی متانول که به هر کدام از محلول‌ها دو گرم در لیتر گلیسین اضافه شده بود. در گیاهان با سرعت تنفس نوری بالا هنگامی که با متانول تیمار می‌شوند دو مولکول گلیسین در تنفس نوری ایجاد می‌شود که منجر می‌شود به دو برابر شدن میزان ساکاروز تولیدی.

به همین دلیل Nonomura (1997) توصیه کرد که برای محلولپاشی متانول بهتر است گلیسین نیز اضافه شود. کرتھای مربوط به تیمار شاهد نیز در هنگام محلولپاشی با آب و گلیسین اسپری شدند. محلولپاشی



شکل ۱- منحنی کالیبراسیون آبیاری

برگ همه کرتها از یک نقطه انجام گرفت. اندازه‌گیری فلورسانس یک نوبت و یک روز پس از محلول‌پاشی سوم میانول و در فاصله زمانی بین ساعت ۱۰ تا ۱۴ روز انجام شد. میزان محتوای آب نسبی از طریق رابطه یک و یک روز پس از محلول‌پاشی سوم و زمان آن ساعت ۱۴ بعد از ظهر بود (Smarrt, 1994):

$$\% RWC = \frac{FW - DW}{SW - DW} \times 100 \quad (1)$$

بعد از تهییه عصاره برگ، آن را از کاغذ صافی گذرانده شد. قرائت عدد کلروفیل متر روی برگ‌های میانی بوته‌ها انجام گرفت. بعد از آن به روش Ferus et al. (2001) محتوای کلروفیل به صورت مستقیم اندازه‌گیری شد. جهت اندازه‌گیری محتوای کلروفیل قسمتی از برگ، پس از تعیین مساحت آن همراه با 0.5 g/m^2 سولفات منیزیم (MgSO_4) و 20 میلی لیتر استن 80 درصد که به تدریج اضافه می‌شد در داخل یک هاون چینی به خوبی ساییده شدند.

بعد از تهییه عصاره برگ، آن را از کاغذ صافی گذرانده سپس نمونه‌ها به مدت ۲ دقیقه در 2500 دور سانتریفیوژ گردید تا عصاره یکنواختی از هر نمونه به دست آمد. سپس طیف جذبی عصاره توسط اسپکتروفوتومتر در طول موج‌های 647 و 663 نانومتر قرائت گردید و محتوای کلروفیل برگ‌ها محاسبه شد. اندازه‌گیری پارامترهای فلورسانس کلروفیل در مزرعه با دستگاه پرتابل فلورسانس سنج (PAM-2000, WALTZ Germany) انجام شد. فلورسانس اولیه (F_0)، حداقل فلورسانس (F_m)، فلورسانس متغیر (F_v) و پتانسیل عملکرد کوانتوسیم فتوسیستم $2 (F_v/F_m)$ در این آزمایش تعیین شدند. سطح نور^۱ PFD غلظت جریان فوتون) 400 میکرومول فوتون در مترمربع در ثانیه، زمان تابانیدن نور ۵ ثانیه بود (Anonymous, 1993).

همه اندازه‌گیری‌ها از قسمت‌های میانی برگ و برای

نتایج و بحث

اثر تنفس کمبود آب بر مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل و محتوای آب نسبی جدول تجزیه واریانس نشان می‌دهد (جدول ۱) بین سطوح آبیاری در فلورسانس اولیه (F_0) اختلاف معناداری وجود نداشت، اما هر دو سطح آبیاری عادی و تنفس در یک گروه آماری قرار گرفتند (جدول ۲). بنابراین در این آزمایش تنفس خشکی اثر شدیدی بر فلورسانس

1. Photon Flux Density

سطح عادی داشت. کاهش در فلورسانس حداکثر (FM) در شرایط تنفس خشکی نشان‌دهنده اکسیداسیون کمتر است. QA تحت شرایط تنفس خشکی است بنابراین واکنش‌های فتوشیمیائی در سطح تنفس خشکی کاهش داشته است (Wilson et al., 1993). افزایش در مقدار فلورسانس اولیه (F0) و کاهش در فلورسانس حداکثر (FM) فعالیت فتوسیستم ۲ را مختلف می‌کند (Anonymous, 1993). Paknejad et al. (2007) نیز چنین نتیجه‌هایی گرفتند.

در مؤلفه فلورسانس متغیر (FV) اختلاف معناداری در سطح پنج درصد بین سطوح عادی و آبیاری مشاهده شد (جدول ۱). سطح عادی فلورسانس متغیر (FV) بیشتری به نسبت تنفس داشت (جدول ۲). اصولاً مقدار

اولیه (F0) نداشته که علت این موضوع احتمالاً افزایش غلظت کلروفیل در سطح تنفس نسبت به سطح شاهد Paknejad et al. (Mohhammadian et al., 2003) می‌باشد (2003). نیز نتیجه‌گیری کردند فلورسانس اولیه (F0) تحت تأثیر تنفس قرار نمی‌گیرد. با توجه به معنادار نبودن فلورسانس اولیه (F0) و ارتباط آن با فلورسانس کلروفیل‌های آنتن از فتوسیستم ۱ (Wilson et al., 1993) بنابر این به نظر می‌رسد کلروفیل‌های آنتن در این دو سطح از کارائی تقریباً یکسانی برخوردار هستند. بین سطوح آبیاری و تنفس در پارامتر فلورسانس حداکثر (FM) اختلاف معناداری در سطح پنج درصد دیده شد (جدول ۱). همانطور که در جدول ۲ آمده است سطح تنفس فلورسانس حداکثر (FM) کمتری نسبت به

جدول ۱- تجزیه واریانس محتوای کلروفیل بعد و قبل از محلول‌پاشی سوم متابول، محتوای آب نسبی بعد از محلول‌پاشی سوم متابول،
مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل و عملکرد شکر سفید چندرقند

		فلورسانس پتانسیل	عملکرد متغیر	فلورسانس کوانتم	فلورسانس حداکثر	عملکرد اولیه	عملکرد شکر سفید	عملکرد ریشه	درجه آزادی	منابع تغییر
	نسبی بعد از محلول‌پاشی	بعد از محلول‌پاشی	قبل از محلول‌پاشی	(FV/FM)	(FV)	(FM)	(F0)	(F0)		
۶/۶۳۴ns	۱۵۴۱ns	۲۹۴۶/۴۷*	۰/۰۰۲۵۳۹ns	۱۶۱۳۵/۰۲ns	۱۵۱۸۱/۷۷ns	۳۲/۲۵ns	۱۳/۳۲۸**	۱۳۲۷/۲۲**	۲	تکرار
۱۴۶/۳۴**	۲۰۹۲*	۷۱۰/۳۷ns	۰/۰۰۳۲۸۴*	۸۶۲۲/۸ns	۷۵۰/۲۴۴ns	۱۴۵/۶۵ns	۶/۳۴۴۳**	۳۹۸/۳۷**	۵	متابول
۱۲۲/۹**	۵۹۴۷*	۵۴۴۷/۹۱*	۰/۰۰۹۰۸۸**	۷۵۱۶۷/۳۶*	۶۹۶۹۶*	۱۰/۳/۳۱ns	۱۳/۵۴۶**	۲۸۱۶/۲۱**	۱	آبیاری
۵/۳ns	۴۳۶/۷۴ns	۴۱۸/۶۹ns	۰/۰۰۰۶۱۱۶ns	۵۹۷/۰۵۹ns	۸۹۴/۰۲ns	۱۳۱/۶۹ns	۱/۱۴۶۵ns	۶۵/۸/۱ns	۵	متابول × آبیاری
۱۵/۸۷	۷۷۶	۷۰۲/۳۹	۰/۰۰۰۹۳۵۵۳	۱۲۰/۸۶/۶۳	۱۵۴۵/۸۹	۵۱۸/۳۷	۰/۷۲۱	۷۵/۲۹	۲۲	خطای آزمایش
۴/۹۴	۸/۵۱	۸/۶۶	۳/۸۱	۱۹/۶۳	۱۷/۸۸	۱۶/۸۷	۱۰/۵۸	۱۱/۷۶	-	ضریب تغییرات (%)

* و **: غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد.

جدول ۲- مقایسه میانگین محتوای کلروفیل، محتوای آب نسبی، مؤلفه‌های فلورسانس و عملکرد ریشه و عملکرد شکر سفید
چندرقند تحت اثر سطوح مختلف متابول و سطوح آبیاری

		محتوای کلروفیل نسبی بعد از محلول‌پاشی (%)	محتوای کلروفیل بعد از محلول‌پاشی (mg.m ⁻²)	محتوای کلروفیل قبل از محلول‌پاشی (mg.m ⁻²)	پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) ms	فلورسانس متغیر (FV) ms	فلورسانس حداکثر (FM) ms	فلورسانس اولیه (F0) ms	عملکرد شکر سفید (t/h)	عملکرد ریشه (t/h)	تیمارها
متابول											
۷/۰/۸۲b	۲۹۲ b	۲۹۲/۸۷a	۰/۷۵b	۴۹۶/۶۷a	۶۳۹a	۱۴۳/۱۷ a	۶/۲۶c	۵۹/۶۷c	۷	شاهد	
۸/۱/۳۳a	۳۲۰/۳a	۳۰/۳/۳۵ a	۰/۸۰۵a	۵۹۶/۱۷	۷۰/۴/۶۷ a	۱۳۵/۵ a	۷/۷۷b	۷۱/۷۶a	۷	حجی	%
۸/۳/۷۵a	۳۲۸/۸a	۳۱۱/۰۳a	۰/۸۲a	۵۹۸/۱۷a	۷۳۴/۱۷ a	۱۳۶ a	۸/۸۲a	۸۰/۲۸ab	۱۴	حجی	%
۸/۳/۱۱a	۳۴۵/۲a	۳۲۴/۳/۱ a	۰/۸۱a	۵۹۷/۵a	۷۲۹/۱۷ a	۱۳۱/۶۷a	۹/۱۱a	۸۲/۶۷a	۲۱	حجی	%
۸/۰/۶۹a	۳۲۴/۶ab	۲۹۹/۰۷ a	۰/۸۰۹a	۵۴۹/۵a	۶۷۸ a	۱۲۸/۵ a	۸/۴۴ab	۷۳/۴۵ab	۲۸	حجی	%
۸/۳/۷۱a	۳۲۲/۲a	۳۰/۳/۹۴a	۰/۸۰۲a	۵۴۹/۷ a	۶۸۳/۸۳ a	۱۳۴/۶۷ a	۷/۶۹b	۷۵/۰۸۵ab	۳۵	حجی	%
۴/۳	۳۲/۳۶۸	۳۰/۳/۶۸	۰/۰۳۶	۱۳۱/۶۴	۱۴۸/۸۶	۲۷/۲۶۱	۱/۰۱۶	۱۰/۳۹	(/۵) LSD		
آبیاری											
۸/۱/۴۲a	۳۱۴/۳b	۲۹۳/۴۶ b	۰/۸۱۸ a	۶۰/۵/۷a	۷۳۸/۹a	۱۳۳/۲a	۸/۶۳a	۸۲/۶۳a	۷	عادی	
۷/۸/۷۷b	۳۴۰/۰۷a	۳۱۸/۰۶a	۰/۷۸۶b	۵۱۴/۳b	۶۵/۰/۹b	۱۳۶/۲a	۷/۴b	۶۴/۹۴b	۷	تنفس	
۳/۱/۳۵	۱۹/۲۶۵	۱۸/۷۸	۰/۰۲	۷۶	۸۵/۹۴	۱۵/۷۳	۰/۵۸	۵/۹۹	(/۵) LSD		

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر ستون تفاوت معنی‌داری ندارند.

عبارة هیچ گونه فلورسانس متغیری (FV) بعد از یک مدت خشکی انجام نمی‌شود ولی با آبیاری مجدد این نسبت افزایش می‌یابد (Anonymous, 1993). بین سطوح عادی و تنفس نیز در مقدار محتوای کلروفیل اختلاف معنی‌داری در سطح پنج درصد مشاهده شد (جدول ۱).

سطح تنفس محتوای کلروفیل بیشتری به نسبت سطح عادی داشت. در آزمایشی که Mohammadian et al. (2003) انجام دادند محتوای کلروفیل تحت شرایط تنفس افزایش یافت. علت افزایش محتوای کلروفیل تحت شرایط تنفس، کوچک شدن سلول‌های برگ به علت کاهش سطح برگ و ضخیم شدن سلول‌ها گزارش شد. تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که بین سطوح آبیاری در محتوای آب نسبی در سطح یک درصد اختلاف معنی‌داری وجود داشت (جدول ۱). محتوای آب نسبی در سطح تنفس کاهش معنی‌داری به نسبت سطح عادی داشت. طبق گزارشات Paknejad et al. (2007) کاهش محتوای آب نسبی و بسته شده روزنه‌ها اولین تأثیر تنفس خشکی بوده که از طریق اختلال در سیستم ساخت مواد فتوسنتری موجب کاهش میزان عملکرد می‌شود. تحت شرایط تنفس خشکی گیاه روزنه‌های خود را می‌بندد در نتیجه میزان دی اکسید کربن درون سلولی کاهش می‌یابد که این منجر به کاهش میزان فشار آماس در اثر کاهش فتوسنتر و ساخت و ساز در برگ می‌شود (Vazan et al., 2002). کاهش محتوای آب نسبی با بیشتر شدن شدت تنفس توسط Paknejad et al. (2007) نیز گزارش شده است.

اثر محلول‌پاشی متابول بر مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل و محتوای آب نسبی نتایج تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که بین سطوح مختلف متابول در مؤلفه فلورسانس اولیه (F0) اختلاف معنی‌داری وجود نداشت. اما شاهد در مقدار بالاتری نسبت به بقیه سطوح فلورسانس اولیه (F0) تولید کرد (جدول ۲). بین سطوح مختلف متابول در مؤلفه فلورسانس حداکثر (FM) نیز اختلاف معنی‌داری دیده نشد (جدول ۱) و همگی در یک گروه آماری قرار گرفتند (جدول ۲). با این حال نتایج آزمایش در مورد مؤلفه فلورسانس حداکثر (FM) نشان داد سطح شاهد

فلورسانس کلروفیل در زمانی که پذیرنده الکترون QA در حالت احیا باشد زیاد است و به این دلیل مقدار فلورسانس متغیر (FV) نیز در این حالت زیاد می‌شود. اما زمانی که QA در حالت اکسیداسیون است مقدار فلورسانس کلروفیل کم می‌باشد. در این حالت میزان فلورسانس متغیر (FV) کاهش می‌یابد. به عبارت دیگر در شرایط تنفس QA در حالت اکسیداسیون شدن می‌باشد. بنابراین می‌توان استنباط نمود که تنفس خشکی احتمالاً در جریان انتقال الکترون در واکنش مربوط به تجزیه آب در فتوسیستم ۲ اختلال ایجاد کرده و اثر تنفس در جریان انتقال الکترون بعد از اولین پذیرنده الکترون (QA) ناچیز بوده است که از طریق تأثیر بر دستگاه فتوسنتری، میزان کارائی فتوسنتر خالص کاهش یافته است (Wilson et al., 1993).

تنفس‌های محیطی مقدار فلورسانس متغیر (FV) را به علت ممانعت از فتواسیداسیون فتوسیستم ۲ کاهش می‌دهند. از آنجائی که فلورسانس متغیر (FV) نشانگر احیای کامل پذیرنده الکترون می‌باشد (QA) بنابراین می‌توان استنباط نمود که تنفس خشکی در انتقال الکترون به فتوسیستم ۱ اختلال ایجاد کرده است (Wilson et al., 1993). جدول تجزیه واریانس نشان داد بین سطوح آبیاری در پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM) اختلاف معنی‌داری در سطح یک درصد وجود دارد (جدول ۱) و تحت تنفس خشکی این میزان کاهش معنی‌داری داشت (جدول ۲). همانطور که قبلًا ذکر شد شبکه کاهشی پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM) شاخص خوبی است جهت ارزیابی بازدارندگی نوری در گیاهانی که در مجاورت تنفس‌های محیطی نظیر خشکی و گرمای همراه با میزان تششع زیاد قرار می‌گیرند (Nordenkampf et al., 1991).

افزایش عملکرد کوانتموم (FV/FM) دلیلی است بر اینکه تنفس‌های محیطی هیچ تأثیری بر کارائی فتوسنتر دارد (Paknejad et al., 2007). سرعت پذیرنده‌های الکترونی در فتوسیستم ۲ در شرایط تنفس خشکی کاهش می‌یابد که سبب کاهش پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM) می‌شود. پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM) بستگی زیادی به پتانسیل آب برگ دارد و شرایط خشکی باعث می‌شود که مقدار آن به زیر یک بود، به

(1991). al. با توجه به جدول ۲ میزان محتوای کلروفیل سطح شاهد در مقایسه با سطوح محلول‌پاشی کمتر است بنا براین احتمالاً یکی از دلائل کاهش فلورسانس و پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) در سطح شاهد افزایش بازدارندگی نوری به دلیل کاهش محتوای کلروفیل در این سطح است.

بر طبق گزارشات Theodoridou et al. (2002) مтанول سبب کاهش اندازه آتن فتوسیستم‌ها در ۲۰ ساعته اولیه محلول‌پاشی می‌شود. کاهش اندازه آتن فتوسیستم‌ها سبب جذب کمتر نور و مصنون ماندن سیستم فتوسنتزی از تخریب می‌شود که این منجر می‌شود به فعالیت بیشتر PQ در سلول PQ در سلول Anderson et al. (1988) پس احتمالاً افزایش فعالیت در PQ سبب تسهیل انتقال الکترون به فتوسیستم ۱ شده است. در نتیجه می‌توان گفت در این شرایط دیگر تنش‌های محیطی سبب بسته شدن پذیرنده‌های الکترونی (QA) نشده‌اند، چون ظرفیت پذیرش PQ افزایش یافته است. بنابراین محلول‌پاشی مтанول به طور کلی با افزایش مقدار پتانسیل عملکرد کوانتم سبب مصنون نگاه داشتن دستگاه فتوسنتزی از صدمات ایجاد شده از تنش‌های محیطی شده است.

قبل از محلول‌پاشی سوم بین سطوح مختلف مтанول و شاهد اختلاف معنی‌داری در محتوای کلروفیل دیده نشد (جدول ۱). همانطور که جدول تجزیه واریانس نشان می‌دهد (جدول ۱) ۲۴ ساعت بعد از محلول‌پاشی سوم مтанول اختلاف معنی‌داری در سطح پنج درصد بین این سطوح و شاهد دیده شد و همگی سطوح به جز شاهد در یک گروه قرار گرفتند. بیشترین مقدار محتوای کلروفیل متعلق به سطح ۲۱ درصد حجمی مтанول و کمترین آن نیز متعلق به شاهد بود که مtanول سبب افزایش ۱۸ درصدی در مقدار محتوای کلروفیل شد (جدول ۲). احتمالاً یکی از دلایل افزایش میزان عملکرد ریشه در این سطح نیز همین افزایش مقدار کلروفیل است.

افزایش مقدار کلروفیل می‌تواند با اکسیداسیون مtanول در بوته‌های دارای کمبود آب مرتبط باشد. زیرا بوته‌ها در شرایط کمبود آب با تنش اکسیداتیو رو به رو می‌شوند. در این شرایط مtanول به راحتی توسط عصاره برگ به فرمالدئید اکسید می‌شود که این تا حد زیادی

کمترین مقدار فلورسانس را بین سطوح مختلف داشت (جدول ۲).

در مؤلفه فلورسانس متغیر (FV) نیز اختلاف معنی‌داری بین سطوح مختلف مtanول و شاهد دیده نشد (جدول ۱) و همگی در یک گروه آماری قرار گرفتند و سطح شاهد کمترین مقدار را بین سطوح محلول‌پاشی شده داشت (جدول ۲).

اثر مtanول بر پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) در سطح پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). سطح شاهد کمترین مقدار را در این مؤلفه داشت و در گروه آماری جداگانه ای به نسبت دیگر سطوح قرار گرفت و سطوح دیگر مtanول نیز اختلاف معنا داری باهم نداشته و در یک گروه آماری قرار گرفتند (جدول ۲). شبکه کاهشی پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) شاخص خوبی است جهت ارزیابی بازدارندگی نوری در گیاهانی که در محصور تنش‌های محیطی نظری خشکی و گرما همراه با میزان تشعشع زیاد قرار می‌گیرند (Yang et al., 1996). کند بودن روند کاهشی پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) نشانه افزایش میزان حفاظت نوری است (Nordenkampf et al., 1991; Paknejad et al., 2007).

گزارشات Nonomura (1991) نیز نشان داد مtanول سبب مقاومت به تنش‌های محیطی می‌شود. پس می‌توان گفت احتمالاً مtanول سبب افزایش حفاظت نوری در گیاه شده و توانسته با خاصیت ضد تنشی خود گیاه را از صدمات وارد به دستگاه فتوسنتزی حفظ کند. با توجه به اینکه در این آزمایش بین سطوح مختلف مtanول و شاهد در مؤلفه‌های فلورسانس متغیر (FV) و حداقل اختلاف (FM) معنی‌داری دیده نشد بنابراین نمی‌توان گفت کدام یک از این مؤلفه‌ها در پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) اثر بیشتری داشته است.

در این آزمایش همبستگی بالائی بین پتانسیل (Ws_y) عملکرد کوانتم (FV/FM) و عملکرد شکر سفید (Ws_y) و همچنین همبستگی این نسبت با عملکرد ریشه مشاهده شد (جدول ۳). همبستگی بین پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) و عملکرد شکر سفید (Ws_y) توسط Mohammadian et al. (2003) نیز گزارش شده است. هرچه میزان ساخت کلروفیل کندرتر باشد برگ‌ها نسبت به بازدارندگی نوری آسیب‌پذیرتر هستند (Henley et

گزارش شده است. همبستگی بین عملکرد ریشه و عملکرد شکر سفید (Wsy) با مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل ارتباط بین عملکرد ریشه و عملکرد شکر سفید با مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل برگ برای سطوح مختلف مтанول در سطوح عادی و آبیاری مورد ارزیابی قرار گرفت. همبستگی بین عملکرد شکر سفید (Wsy) با مؤلفه‌های فلورسانس به جز برای فلورسانس اولیه (F0) برای بقیه مؤلفه‌ها معنی دار بود، اما همبستگی بین عملکرد ریشه با مؤلفه‌های فلورسانس برای فلورسانس متغیر (FV) و پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM) معنی دار بود. بین عملکرد شکر سفید و عملکرد ریشه با فلورسانس اولیه (F0) همبستگی بسیار ضعیفی مشاهده شد (جدول ۳). از آنجائی که مقدار فلورسانس اولیه (F0) در تمام اندازه‌گیری‌ها تقریباً ثابت بود و معنی دار نبود عدم همبستگی بین عملکرد شکر سفید و عملکرد ریشه با فلورسانس اولیه (F0) قابل انتظار می‌باشد. در این آزمایش فلورسانس حداکثر (FM)، فلورسانس متغیر (FV) و پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM) با عملکرد شکر سفید (Wsy) همبستگی مثبت داشت (جدول ۳)، بنابراین این ۳ مؤلفه جهت ارزیابی تحمل به تنش خشکی برای بهبود عملکرد شکر سفید قابل اطمینان‌تر می‌باشند.

عملکرد ریشه با فلورسانس متغیر (FV) و پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM) همبستگی مثبت داشت (جدول ۳)، بنابراین برای بهبود عملکرد ریشه نیز اصلاح این مؤلفه احتمالاً مؤثر خواهد بود.

در بررسی که Mohammadian et al. (2003) بر

توسط آنزیم کاتالاز انجام می‌گیرد و دیگر این آنزیم وارد مسیر تخریبی کلروفیل نمی‌شود (Safarzade vishkaei, Rajala et al. 2007) (1998) افزایش مقدار کلروفیل در گندم و یولاف را بعد از محلول‌پاشی متابول اعلام کردند. همچنین در مطالعاتی که بر روی گوجه فرنگی و فلفل انجام شد محلول‌پاشی متابول به همراه گلیسین مقدار کلروفیل برگ‌ها را افزایش داد (Row et al., 1994). بین سطوح مختلف متابول نیز در محتوای آب نسبی اختلاف معناداری در سطح یک درصد مشاهده شد (جدول ۱). با توجه به جدول ۲ سطوح مختلف متابول همگی در یک گروه آماری و شاهد نیز در گروه دیگر قرار گرفت. بنابراین تمام سطوح بر این صفت اثر مثبت داشتند با این حال بیشترین میزان محتوای آب نسبی متعلق به سطح ۱۴ درصد حجمی متابول بود که به نسبت سطح شاهد افزایش ۱۸ درصدی داشت. متابول پس از محلول‌پاشی متابولیزه شده و با افزایش میزان دی‌اکسید کربن درون برگی سبب افزایش میزان آماس و قندسازی در برگ‌ها می‌شوند (Row et al., 1994). طبق گزارشات Nonomura (1991) محلول‌پاشی متابول در گیاهانی که در معرض تنفس خشکی هستند سبب افزایش پتانسیل آب و محتوای آب نسبی می‌شود. این محقق علت افزایش محتوای آب نسبی را در گیاهان تیمار شده با متابول دو برابر شدن میزان قند تولید شده در برگ این گیاهان دانست. متابول با عوض کردن مسیر تنفس نوری در گیاهان از کاتابولیسم به آنabolیسم سبب تولید بیشتر در برگ می‌شود (Rajala et al., 1998). افزایش میزان محتوای آب نسبی بعد از محلول‌پاشی متابول در بادامزجی نیز توسط Safarzade vishkaei (2007)

جدول ۳- ضرایب همبستگی فلورسانس کلروفیل و محتوای آب نسبی با عملکرد شکر سفید و عملکرد ریشه
(تن در هکتار) در چوندرقند

	فلورسانس اولیه (F0)	فلورسانس متغیر (FV)	فلورسانس حداکثر (FM)	پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM)	عملکرد شکر سفید	عملکرد ریشه	محتوای آب نسبی
فلورسانس اولیه (F0)	۱						
فلورسانس متغیر (FV)	.۰/۳۹۲*	۱					
فلورسانس حداکثر (FM)	.۰/۵۲۶**	.۰/۹۸۸**	۱				
پتانسیل عملکرد کوانتموم (FV/FM)	-.۰/۳۵۱*	.۰/۶۱۲**	.۰/۵۰۷**	۱			
عملکرد شکر سفید	-.۰/۰۹۳ns	.۰/۳۶۰*	.۰/۳۱۷*	.۰/۴۵۴**	۱		
عملکرد ریشه	-.۰/۱۳۶ns	.۰/۳۲۲*	.۰/۲۷۵ns	.۰/۴۰*	.۰/۸۸۴**	۱	
محتوای آب نسبی	-.۰/۰۳۸ns	.۰/۲۵ns	.۰/۲۲ns	.۰/۴۵۹**	.۰/۴۹۴**	.۰/۴۵۴**	۱

* و **: ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

معنی داری افزایش نشان داد
نتیجه گیری

هدف اصلی این بررسی، مطالعه اثرات متقابل مтанول و تنش خشکی بر روی دستگاه فتوسنتزی و محتوای آب نسبی بود اما تیمار مтанول و آبیاری در این تحقیق کاملاً مستقل از هم عمل کرده و سبب معنی دار نبودن اثرات متقابل در هیچ یک از صفات موردنظر مطالعه به خصوص در مؤلفه های فلورسانس کلروفیل شد، بنابراین نمی توان با قاطعیت استفاده از این ماده را در شرایط تنفس خشکی توصیه کرد. با توجه به اثرات مخرب تنفس خشکی بر دستگاه فتوسنتزی که نتیجه آن کاهش عملکرد ریشه و شکر است لذا برای حصول به عملکرد رضایت بخش آبیاری کافی در چند روز ضروری به نظر می رسد.

روی ژنتیپ های چغندر قند انجام دادند اعلام کردند عملکرد شکر سفید همبستگی قوی با پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) دارد. این در حالی است که در سبز زمینی نیز عملکرد غده همبستگی بالائی با پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) نشان داد (Ranalli et al., 2007) Paknejad et al. et al., 1997) همبستگی بین عملکرد دانه با فلورسانس حداکثر (FM)، فلورسانس متغیر (FV) و پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) را مشاهده کردند. بین پتانسیل عملکرد کوانتم (FV/FM) و محتوای آب نسبی نیز همبستگی بالا و مشتبی مشاهده شد. طبق گزارشات Paknejad et al. (2007) بین این دو مؤلفه در گیاه گندم همبستگی بالائی مشاهده شد. همچنین با افزایش میزان محتوای آب نسبی عملکرد ریشه و شکر سفید نیز به طور

REFERENCES

- Anderson, J. M., Chow, W. & Goodchild, D. J. (1988). *Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation*. Ecology of Photosynthesis in sun and shade, CSIRO, Melbourne, pp:11-26.
- Anonymous, A. (1993). *An introduction to fluorescence measurements with the plant efficiency analyzer*. Hansatech instruments Ltd., England.
- Bolhar-Nordenkampf, H. R., Hofer, M. & Leclmer, E. (1991). Analysis of light-induced reduction of the photochemical capacity in field grown plants evidence for photoinhibition. *Photosynthesis Res*, 27(1), 31-39.
- Boyer, J. S., Armand, P. A. & Sharp, R. E. (1987). Light stress and leaf water relations. In: Kyle, D.J., C.B. Osmoud and C.J. Arntzen (eds), *Photoinhibition*, Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam. pp:111-122.
- Ferus, P. & Arkosiova, M. (2001). Variability of chlorophyll content under fluctuating environment. In: Proceedings of the International Scientific Conference on the Occasion of the 55th Anniversary of the Slovak Agricultural University in Nitra., Slovak.
- Groves, S. J. & Baily, R. J. (1994). Strategies for the sub-optimal irrigation of sugar beet. *Aspect of Applied Biology*, 38, 201-207.
- Henley, W. I., Levavasseur, G., Franklin, G. A., Osmond, B. A. & Ramus, G. (1991). Photoacclimation and Photoinhibition in *Ulva rotundata* as influenced by nitrogen availability. *Planta*, 184 (2), 235-243.
- Khafagi, O. M. A. & El-Lawendy, W. I. (1997). Effect of different irrigation intervals on sugar beet growth, plant water relations and photosynthetic pigments. *Annals of Agricultural Science Moshtohor*, 35, 305-319.
- Lauer, M. J. & Boyer, J. S. (1992). Internal CO₂ measures directly in leaves: ABA and low leaf water potential cause opposing effects. *Plant Physiology*, 98, 1010-1016.
- Lee, H. S., Madhaiyan, M., Kim, C. W., Choi, S. J., Chung, K. W. & Sa, T. M. (2006). Physiological enhancement of early growth of rice seedling (*Oryza sativa* L.) by production of phytohormone of N₂-fixing methylotrophic isolated. *Bio Fertil Soils*, 42, 402-408.
- Lichtenthaler, H. K. (1992). The Kaustky effect: 60 years of chlorophyll fluorescence induction kinetics. *Photosynthetica*, 27, 45-55.
- Lu, Q., Lu, C., Zhang, J. & Kuang, T. (2002). Photosynthesis and chlorophyll a fluorescence during flag leaf senescence of field-grown wheat plants. *J Plant Physiol*, 159, 1173-1178.
- Mohammadian, R., Rahimian, H., Moghaddam, M. & Sadeghian, S. Y. (2003). Effect of early drought stress on sugar beets chlorophyll fluorescence. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 6(20), 1763-1769.
- Nonomura, A. M. (1997). Method and composition for enhancing carbon fixation in plants. *Proc Natl Acad Sci, U.S.A.* 89, 9794-9798.

15. Paknejad, F., Majidi heravan, E., Noor mohammadi, Q., Siyadat, A. & Vazan, S. (2007). Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*, 5(4), 162-169.
16. Rajala, A., karkkainen, J., Peltonen, & Peltonen-Sainio, P. (1998). Foliar applications of alchols failed to enhance growth and yield of C3 crop. *Indust Crop Prod*, 7, 129-137.
17. Ramirez, I., Dorta, F., Espinoza, V., Jimenez, E., Mercado, A. & Pen Acortes, H. (2006). Effects of foliar and root applications of methanol on the growth of Arabidopsis, tobacco and tomato plants. *J Plant Growth Regul*, 25, 30-44.
18. Ranalli, P., Di Candilo, M. & Bagatta, M. (1997). Drought tolerance screening for potato improvement. *Plant Breeding*, 116, 290-292.
19. Ramadant, T. & Omran, Y. (2005). The effects of foliar application of methanol on productivity and fruit quality of grapevine cv. Flame seedlees. *Vitis Journal*, 44, 11-16.
20. Rowe, R. N., Farrand, D. D. & Richards, B. A. J. (1994). Effects of foliar and root applications of methanol or ethanol on the growth of tomato plants. *Crop Hort Sci*, 22, 335-337.
21. Safarzade Vishkaei, M. (2007). *Effects of methanol on growth and yield of peanut*. Ph. D. thesis. Sciences and Research unit, Islamic Azad University Tehran, Iran, Pp 232 (in Farsi).
22. Smartt, J. (1994). *The groundnut crop. A scientific basis for imporovement*. London. Chapman and Hall, pp:734-735.
23. Theodoridou, A., Donemann, D. & Kotzabasis, K. (2002). Light – dependent induction of strongly increased microalgal growth by methanol. *Biochem Biophys Acta*, 1573, 189-198.
24. Vazan, S., Ranji, Z., Tehrani, M., Ghalavand, A. & Saaneyi, M. (2002). Drought stress effects of on ABA accumulation and stomatal conductivity of sugar beet. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 3, 176-180. (In Frasi).
25. Wilson, J. M. & Greaves, J. A. (1993). Development of and water stress in crop plants. In: *Adaptation of food crops to temperature and water stress*, AVRDC, Shanhua, Taiwan, pp:389-398.
26. Yang, G. P., Rhodes, D. & Joly, R. J. (1996). Effects of high temperature on membrane stability and chlorophyll fluorescence in glycinebetaine-deficient and glycinebetaine-containing maize lines. *Aust J Plant Physiol*, 23(4), 437-443.