





دانشگاه صنعتی پشاور

دانشکده کشاورزی

رساله دکتری مهندسی زراعت

بررسی اکوفیزیولوژیکی واکنش ارقام و هیبریدهای جدید کلزا

به تنش خشکی انتهای فصل رشد

نگارنده: لعیا مرادبیگی

اساتید راهنما:

دکتر احمد غلامی

دکتر امیرحسین شیرانی راد

اساتید مشاور:

دکتر حمید عباسدخت

دکتر حمیدرضا اصغری

شهریور ۱۳۹۹

شماره: ۹۲۱۷۰۴۵
تاریخ: ۱۳۹۹/۸/۲۲
ویرایش:

باسمه تعالی



مدیریت تحصیلات تکمیلی

فرم شماره ۱۲: صورت جلسه نهایی دفاع از رساله دکتری (Ph.D)

بدینوسیله گواهی می شود خاتم لعیا مرادیگی دانشجوی دکتری رشته فیزیولوژی گیاهان زراعی به شماره دانشجویی ۹۲۱۷۰۴۵ ورودی مهر ماه سال ۱۳۹۲ در تاریخ ۱۳۹۹/۰۶/۳۰ از رساله نظری / عملی خود با عنوان: بررسی اکوفیزیولوژیکی واکنش ارقام و هیبریدهای جدید کلزا به تنش خشکی انتهای فصل رشد دفاع و با اخذ نمره ۱۹/۶۷ به درجه ۱۸/۹۹ نائل گردید. جدول تعیین درجه نمره رساله برای ورودیهای ۹۴ و ماقبل

الف) درجه عالی: نمره ۱۹-۲۰ ☒	ب) درجه خیلی خوب: نمره ۱۸/۹۹ - ۱۷ ☐
ج) درجه خوب: نمره ۱۶/۹۹ - ۱۵ ☐	د) مردود: کمتر از ۱۵ ☐

جدول تعیین درجه نمره رساله برای ورودیهای ۹۵ و مابعد

الف) درجه عالی: نمره ۱۹-۲۰ ☒	ب) درجه خیلی خوب: نمره ۱۸/۹۹ - ۱۸ ☐
ج) درجه خوب: نمره ۱۷/۹۹ - ۱۶ ☐	د) مردود: کمتر از ۱۶ ☐

ردیف	هیئت داوران	نام و نام خانوادگی	مرتبه علمی	امضاء
۱	دکتر احمد غلامی	استاد راهنما	دانشیار	
۲	دکتر امیرحسین شیرانی راد	استاد راهنما	استاد	
۳	دکتر حمید عباسدخت	مشاور	دانشیار	
۴	دکتر حمیدرضا اصغری	مشاور	دانشیار	
۵	دکتر مصطفی حیدری	استاد مدعو داخلی	دانشیار	
۶	دکتر محمدرضا عامریان	استاد مدعو داخلی	دانشیار	
۷	دکتر عباس بیابانی	استاد مدعو خارجی	دانشیار	
۸	دکتر خلیل زدری	سرپرست (نماینده) تحصیلات تکمیلی دانشکده	دانشیار	

مدیر محترم تحصیلات تکمیلی دانشگاه:

ضمن تأیید مراتب فوق مقرر فرمائید اقدامات لازم در خصوص انجام مراحل دانش آموختگی خاتم لعیا مرادیگی بعمل آید.

نام و نام خانوادگی رئیس دانشکده:

تاریخ و امضاء و مهر دانشکده:




تقدیم اثر:

ماحصل آموخته هایم را تقدیم می کنم به آنان که مهرشان آرا منبش زندگی ام بودند

به استوارترین تکیه گاهم، دستان پر مهر پدرم

به سبزترین نگاه زندگیم، چشمان پر مهر مادرم

به همسرم که میج وار با صبرش در تمامی لحظات رفیق راه بود

به امیدبخش جانم (دنیزم) که آسایش او آرامش من است

که هرچه آموختم در مکتب عشق شما آموختم و هرچه بگوختم قطره ای از دریای بی کران مهربانی تان را توانم
پاس بگویم. امروز هستی ام به امید شماست و فردا کلید باغ بهشتم رضای شماست. ره آوردی گران سنگ
تر از این ارزان نداشتم تا به خاک پایتان شمار کنم، باشد که حاصل تلاشم نسیم کونه غبار محنتی تان را بزداید.

بوسه بر دستان پرمهرتان

تشکر و قدردانی:

سپاس خدای را که سخوران در ستودن او بماند و شمارندگان شمردن نعمت های او ندانند و کوشندگان حق او را گزاردن توانند و درود بر محمد و خاندان پاک او، طاهران معصوم. سپاس بی کران پروردگار یکتا را که حتی مان بخشید و به طریق علم و دانش رهنمونان شد و به هم نشینی رهروان علم و دانش مفتخرمان نمود و خوشه چینی از علم و معرفت را روزمان ساخت.

به مصداق «من لم یشکر المخلوق لم یشکر الخالق» بسی شایسته است از اساتید راهنمای گرانقدرم جناب آقای دکتر احمد غلامی و جناب آقای دکتر امیر حسین شیرانی را که بار راهنمایی های کار ساز و سازنده شان در پیشبرد این کار پژوهشی مشوق بنده بودند؛ تقدیر و تشکر نمایم. از اساتید ارجمند جناب آقای دکتر حمید عباسدخت و جناب آقای دکتر حمید رضا صغری که زحمت مشاوره این پایان نامه را متقبل شدند سپاسگزارم. از اساتید گرامی جناب آقای دکتر مصطفی حیدری، جناب آقای دکتر محمد رضا عامریان و جناب آقای دکتر عباس میابانی که با داورى این رساله به غنای بیشتر آن کمک نمودند کمال تشکر را دارم.

بمچنین بر خود واجب می دانم که از تمامی پرسنل و کارکنان موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج و دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه علی الخصوص از اساتید بزرگوارم جناب آقای دکتر علیرضا پیرزاد و جناب آقای دکتر رضا درویش زاده که بی وقفه در طول انجام این طرح صمیمانه همکاری داشته اند سپاسگزارى کنم.

پدر و مادر عزیزم این دو معلم بزرگوارم که همواره بر کوتاهی و درشتی من قلم عضو کشیده و گریانه از کنار غفلت هایم گذشته اند و در تمام عرصه های زندگی یار و یاورى بی چشم داشت بوده اند. همسرم که سایه مهربانی و صبوریش موجب دلگرمی من بود و نیز خواهران و برادران همسران زندگیم که باهم آغاز کردیم، دکنار هم آموختیم و چشم به آینده هم دوختیم کمال تشکر و قدردانی را دارم. امید است به مدد خداوند متعال کوشه ای از زحمات آمان را جبران کنم.

تعهد نامه

اینجانب لعلیا مرادی‌گی دانشجوی دوره دکتری رشته فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی شاهرود نویسنده پایان‌نامه بررسی اکوفیزیولوژیکی واکنش ارقام و هیبریدهای جدید کلزا به تنش خشکی انتهای فصل رشد تحت راهنمایی دکتر احمد غلامی و دکتر امیرحسین شیرانی‌راد متعهد می‌شوم.

- تحقیقات در این پایان‌نامه توسط اینجانب انجام شده است و از صحت و اصالت برخوردار است .
- در استفاده از نتایج پژوهشهای محققان دیگر به مرجع مورد استفاده استناد شده است .
- مطالب مندرج در پایان‌نامه تاکنون توسط خود یا فرد دیگری برای دریافت هیچ نوع مدرک یا امتیازی در هیچ جا ارائه نشده است .
- کلیه حقوق معنوی این اثر متعلق به دانشگاه صنعتی شاهرود می‌باشد و مقالات مستخرج با نام « دانشگاه صنعتی شاهرود » و یا « Shahrood University of Technology » به چاپ خواهد رسید .
- حقوق معنوی تمام افرادی که در به دست آمدن نتایج اصلی پایان‌نامه تأثیرگذار بوده اند در مقالات مستخرج از پایان‌نامه رعایت می‌گردد.
- در کلیه مراحل انجام این پایان‌نامه ، در مواردی که از موجود زنده (یا بافتهای آنها) استفاده شده است ضوابط و اصول اخلاقی رعایت شده است .
- در کلیه مراحل انجام این پایان‌نامه، در مواردی که به حوزه اطلاعات شخصی افراد دسترسی یافته یا استفاده شده است اصل رازداری ، ضوابط و اصول اخلاق انسانی رعایت شده است .

تاریخ

امضای دانشجو

مالکیت نتایج و حق نشر

کلیه حقوق معنوی این اثر و محصولات آن (مقالات مستخرج ، کتاب ، برنامه های رایانه ای ، نرم افزار ها و تجهیزات ساخته شده است) متعلق به دانشگاه صنعتی شاهرود می‌باشد . این مطلب باید به نحو مقتضی در تولیدات علمی مربوطه ذکر شود . استفاده از اطلاعات و نتایج موجود در پایان‌نامه بدون ذکر مرجع مجاز نمی‌باشد.

چکیده

به منظور تأمین بخشی از روغن خوراکی وکنجاله‌ی مورد نیاز کشور و همچنین پایداری تولید غلات، جهت توسعه‌ی زراعت کلزا در کشور نیاز به تعیین ارقام مناسب کلزا (جایگاه جدید کشت) که توان تولید بالا در شرایط کم‌آبی را داشته باشند ضروری به نظر می‌رسد. به این منظور آزمایشی به صورت فاکتوریل اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳ در مزرعه‌ی تحقیقاتی موسسه‌ی تحقیقات اصلاح و تهیه‌ی نهال و بذر کرج اجرا گردید. در این آزمایش، تیمارها شامل تاریخ کاشت (تاریخ کاشت ۲۰ مهر به عنوان کشت معمول و ۵ آبان به عنوان کشت تأخیری)، آبیاری (آبیاری نرمال (آبیاری کامل) و تنش خشکی (قطع آبیاری از مرحله خورجین‌دهی به بعد) و ارقام و هیبریدهای پاییزه کلزا (نپتون، الویس، اکاپی، تاسیلو، GKH0224، GKH2624 و GKH3705) مورد بررسی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که تنش خشکی و به تأخیر انداختن تاریخ کاشت، ارتفاع بوته، قطر ساقه، تعداد شاخه در بوته، تعداد خورجین در بوته، تعداد دانه در خورجین، طول خورجین، وزن هزاردانه، عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک، درصد روغن دانه، عملکرد روغن، محتوی نسبی آب برگ، پالمتیک‌اسید، لینولئیک‌اسید، کلروفیل a، b و کل، کارتنوئید، فلاونوئید و آنتوسیانین را کاهش، ولی میزان مقاومت روزه‌ای، دمای کانوپی، آراشیدیک‌اسید، ایکوزنوئیک‌اسید، لینولنیک‌اسید، بهنیک‌اسید، اروسیک‌اسید، پرولین، گلوکوزینولات، کربوهیدرات محلول، سوپراکسید دیسموتاز، آسکورات پراکسیداز و گلوکاتایون رداکتاز را افزایش داد. بیشترین عملکرد دانه و عملکرد روغن در شرایط آبیاری کامل و تاریخ کاشت معمول (۵۳۵۴ و ۲۴۴۳ کیلوگرم‌در-هکتار) و کمترین عملکرد دانه و روغن در شرایط قطع آبیاری در مرحله خورجین‌دهی و کشت تأخیری به دست آمدند. بالاترین میزان پرولین در کشت تأخیری و از ژنوتیپ GKH3705 به دست آمد (۲۱/۵۹ میلی‌گرم بر گرم وزن تر). از نظر عملکرد و اجزای عملکرد، درصد و عملکرد روغن دانه، محتوی نسبی آب برگ، میزان پرولین و کلروفیل a، b و کل، ژنوتیپ GKH3705 مناسب‌ترین ژنوتیپ بود. با توجه به نتایج، به نظر می‌رسد که تاریخ کاشت ۲۰ مهر و ژنوتیپ GKH3705 در هر دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی می‌تواند به عنوان بهترین تیمار برای سودمندی تولید کلزا در منطقه کرج پیشنهاد گردد.

کلمات کلیدی: آنتی اکسیدان، اسیدچرب، پرولین، تاریخ کاشت، ژنوتیپ‌های کلزا، قطع آبیاری.

لیست مقالات مستخرج از پایان نامه

- ۱- اثر تنش خشکی و کشت تأخیری بر عملکرد، روغن و ترکیب اسیدهای چرب روغن دانه ارقام کلزا، دانش کشاورزی و تولید پایدار، مجله علمی- پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز، ۹۷/۱۲/۰۶.
- ۲- بررسی عملکرد و برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک ارقام کلزا تحت تنش خشکی و کشت تأخیری، تنش‌های محیطی در علوم زراعی، مجله علمی- پژوهشی دانشگاه بیرجند، ۹۷/۱۰/۱۹.
- ۳- اثر کشت تأخیری و تنش خشکی آخر فصل بر عملکرد و صفات وابسته در ارقام پاییزه کلزا، سومین کنگره بین‌المللی و پانزدهمین کنگره ملی علوم زراعت و اصلاح نباتات، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج، ۱۳ تا ۱۵ شهریور ۱۳۹۷.
- ۴- اثر تنش خشکی و تاریخ کاشت بر مقدار کلروفیل a, b و کل در ارقام پاییزه کلزا، سومین کنگره بین‌المللی و پانزدهمین کنگره ملی علوم زراعت و اصلاح نباتات، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج، ۱۳ تا ۱۵ شهریور ۱۳۹۷.

فهرست مطالب

فصل ۱: مقدمه	۱
۱-۱ مقدمه	۲
۱-۲ اهداف	۴
فصل دوم: بررسی منابع	۵
۱-۲ اهمیت و تاریخچه زراعت کلزا	۶
۲-۲ روابط ژنومی و طبقه بندی	۷
۳-۲ اهمیت روغن و دانه‌های روغنی	۸
۴-۲ سطح زیرکشت کلزا در جهان	۱۰
۵-۲ میزان تولید کلزا در جهان	۱۰
۶-۲ ترکیب شیمیایی دانه کلزا	۱۱
۲-۷-۱ ریشه	۱۵
۲-۷-۲ ساقه	۱۶
۲-۷-۳ برگ	۱۷
۲-۷-۴ گل	۱۷
۲-۷-۵ میوه	۱۹
۲-۷-۶ دانه	۱۹
۸-۲ نیازهای اکولوژیکی کلزا	۲۰
۹-۲ مراحل رشد و نمو کلزا	۲۱
۹-۲-۱ مرحله‌ی سبز شدن یا جوانه‌زنی	۲۱
۹-۲-۲ تشکیل آغازهای برگ و گل	۲۲
۹-۲-۳ مرحله‌ی طویل شدن ساقه، گلدهی و گرده افشانی	۲۲
۹-۲-۴ رشد خورجین و دانه	۲۲
۱۰-۲ ارقام کلزا	۲۳
۱۱-۲ تاریخ کاشت و تأثیر آن بر شاخصهای فنولوژی	۲۴
۱۲-۲ تنش	۳۱
۱۳-۲ تنش کم‌آبی (خشکی)	۳۲
۱۳-۲-۱ انواع تنش خشکی و عکس‌العمل گیاه	۳۳
۱۳-۲-۱-۱ تنش خشکی متناوب	۳۳
۱۳-۲-۱-۲ تنش خشکی انتهایی	۳۳
۱۳-۲-۲ مکانیسم‌های مقاومت به خشکی در گیاهان	۳۴
۱۳-۲-۳ تحمل به خشکی	۳۶
۱۳-۲-۴ راهکارهای تحمل به خشکی از نقطه نظر فیزیولوژیکی	۳۶

- ۳۷-۲-۱۳-۵- راهکارهای تحمل به خشکی از نقطه نظر بیوشیمیایی -----
- ۳۸-۲-۱۳-۶- اجتناب از خشکی -----
- ۳۹-۲-۱۳-۷- اجتناب از آسیب اکسیداتیو ناشی از تنش -----
- ۳۹-۲-۱۴-۱- اثر تنش کم‌آبی بر صفات مورفولوژی و عملکردی گیاه -----
- ۳۹-۲-۱۴-۱- ارتفاع بوته -----
- ۴۱-۲-۱۴-۲- قطر ساقه -----
- ۴۲-۲-۱۴-۳- تعداد شاخه‌ی فرعی -----
- ۴۳-۲-۱۴-۴- تعداد خورجین در بوته -----
- ۴۵-۲-۱۴-۵- طول خورجین -----
- ۴۶-۲-۱۴-۶- تعداد دانه در بوته -----
- ۴۷-۲-۱۴-۷- وزن هزار دانه -----
- ۴۸-۲-۱۴-۸- عملکرد دانه -----
- ۵۰-۲-۱۴-۹- عملکرد بیولوژیک -----
- ۵۱-۲-۱۴-۱۰- شاخص برداشت -----
- ۵۲-۲-۱۴-۱۱- اثر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد -----
- ۵۳-۲-۱۵-۱- اثر تنش خشکی بر خصوصیات کیفی دانه -----
- ۵۳-۲-۱۵-۱- اثر تنش خشکی بر درصد روغن و عملکرد روغن -----
- ۵۴-۲-۱۵-۲- اثر تنش خشکی بر اسیدهای چرب -----
- ۵۶-۲-۱۵-۳- اثر تنش خشکی بر میزان گلوکوزینولات -----
- ۵۷-۲-۱۶-۱- اثر تنش خشکی بر رنگیزه‌های فتوسنتزی -----
- ۵۷-۲-۱۶-۱- کلروفیل a ، b و کل -----
- ۶۰-۲-۱۶-۲- کاروتنوئیدها -----
- ۶۱-۲-۱۶-۳- فلاونوئید -----
- ۶۲-۲-۱۶-۴- آنتوسیانین -----
- ۶۳-۲-۱۷-۱- اثر تنش خشکی بر صفات فیزیولوژیکی -----
- ۶۳-۲-۱۷-۱- محتوای آب نسبی برگها -----
- ۶۵-۲-۱۷-۲- مقاومت روزه‌ای -----
- ۶۶-۲-۱۷-۳- دمای کانوپی -----
- ۶۷-۲-۱۸-۱- اثر تنش خشکی بر صفات بیوشیمیایی -----
- ۶۷-۲-۱۸-۱- پرولین -----
- ۶۹-۲-۱۸-۲- کربوهیدرات های محلول -----
- ۷۰-۲-۱۹-۱- صدمات اکسیداتیو و شاخصهای پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن -----
- ۷۰-۲-۱۹-۱- آنزیم سوپراکسیددیسموتاز -----
- ۷۲-۲-۱۹-۲- آنزیم آسکوربات پراکسیداز -----

۷۳	۲-۱۹-۳- آنزیم گلوکاتانیون ردوکتاز
۷۴	۲-۱۹-۴- مالون دی آلدئید
۷۵	۲-۱۹-۵- دی تیروزین
۷۷	فصل سوم : روش اجرای تحقیق
۷۸	۳-۱- زمان اجرا و موقعیت جغرافیایی محل اجرای آزمایش
۷۸	۳-۲- وضعیت اقلیمی محل اجرای آزمایش
۷۹	۳-۳- مشخصات خاک محل آزمایش
۷۹	۳-۴- مشخصات آماری طرح آزمایشی
۸۰	۳-۵- عملیات زراعی
۸۰	۳-۵-۱- آماده سازی زمین
۸۱	۳-۵-۲- کاشت
۸۲	۳-۵-۳- داشت
۸۲	۳-۵-۴- برداشت
۸۳	۳-۶- اندازه گیری صفات زراعی و مورفولوژیک
۸۳	۳-۶-۱- ارتفاع بوته
۸۳	۳-۶-۲- قطر ساقه
۸۳	۳-۶-۳- تعداد شاخه در بوته
۸۴	۳-۶-۴- تعداد خورجین های پر و پوک در ساقه ی اصلی و شاخه ها
۸۴	۳-۶-۵- تعداد کل خورجین در بوته
۸۴	۳-۶-۶- طول خورجین در ساقه ی اصلی و شاخه ها
۸۴	۳-۶-۷- طول خورجین
۸۵	۳-۶-۸- تعداد دانه در خورجین اصلی و فرعی
۸۵	۳-۶-۹- تعداد دانه در خورجین
۸۵	۳-۶-۱۰- وزن هزار دانه
۸۵	۳-۶-۱۱- عملکرد دانه
۸۶	۳-۶-۱۲- شاخص برداشت
۸۶	۳-۷- خصوصیات کیفی دانه
۸۶	۳-۷-۱- درصد و عملکرد روغن دانه
۸۷	۳-۷-۲- اندازه گیری میزان اسیدهای چرب
۸۸	۳-۷-۳- میزان گلوکوزینولات دانه
۸۸	۳-۸- اندازه گیری رنگی های فتوسنتزی
۸۸	۳-۸-۱- کلروفیل a, b و کل
۸۹	۳-۸-۲- سنجش میزان کاروتنوئید
۹۰	۳-۸-۳- سنجش میزان فلاونوئید

- ۹۰-۳-۸-۴- سنجش میزان آنتوسیانین-----
- ۹۱-۳-۹- اندازه گیری صفات فیزیولوژیکی-----
- ۹۱-۳-۹-۱- تعیین محتوای نسبی آب برگ-----
- ۹۱-۳-۹-۲- اندازه گیری مقاومت روزنه ای برگ-----
- ۹۲-۳-۹-۳- اندازه گیری دمای کانوپی-----
- ۹۲-۳-۱۰- ویژگیهای بیوشیمیایی-----
- ۹۲-۳-۱۰-۱- اندازه گیری میزان پرولین-----
- ۹۳-۳-۱۰-۲- میزان کربوهیدرات محلول برگ-----
- ۹۴-۳-۱۱- اندازه گیری آنزیم های آنتی اکسیدان-----
- ۹۴-۳-۱۱-۱- سنجش آنزیم سوپراکسید دیسموتاز-----
- ۹۵-۳-۱۱-۲- سنجش آنزیم آسکوربات پراکسیداز-----
- ۹۵-۳-۱۱-۳- سنجش آنزیم گلوکاتایون رداکتاز-----
- ۹۶-۳-۱۱-۴- سنجش میزان دی تیروزین-----
- ۹۷-۳-۱۱-۵- سنجش میزان مالون دی آلدئید-----
- ۹۷-۴-۱۱-۵- روش ها و ابزار تجزیه و تحلیل داده ها-----
- ۹۹- فصل چهار : نتایج و بحث-----**
- ۱۰۰-۴-۱- صفات مورفولوژی-----
- ۱۰۰-۴-۱-۱- ارتفاع بوته-----
- ۱۰۲-۴-۱-۲- قطر ساقه-----
- ۱۰۶-۴-۱-۳- تعداد شاخه در بوته-----
- ۱۰۸-۴-۱-۴- تعداد خورجین اصلی-----
- ۱۱۲-۴-۱۲-۵- تعداد خورجین فرعی-----
- ۱۱۴-۴-۱-۶- تعداد خورجین در بوته-----
- ۱۱۸-۴-۱-۷- طول خورجین اصلی، فرعی و بوته-----
- ۱۲۰-۴-۱-۸- تعداد دانه در خورجین اصلی-----
- ۱۲۱-۴-۱-۹- تعداد دانه در خورجین فرعی-----
- ۱۲۳-۴-۱-۱۰- تعداد دانه در خورجین-----
- ۱۲۵-۴-۱-۱۱- وزن هزار دانه-----
- ۱۲۸-۴-۱-۱۲- عملکرد دانه-----
- ۱۳۱-۴-۱-۱۳- عملکرد بیولوژیک-----
- ۱۳۴-۴-۱-۱۴- شاخص برداشت-----
- ۱۳۶-۴-۲- خصوصیات کیفی دانه-----
- ۱۳۶-۴-۱-۲- درصد روغن دانه-----
- ۱۳۹-۴-۲-۲- عملکرد روغن دانه-----

۱۴۱	۳-۲-۴- کیفیت روغن دانه (اسیدهای چرب)
۱۴۱	۱-۳-۲-۴- اسیدهای چرب اشباع در روغن دانه
۱۴۶	۲-۳-۲-۴- اسیدهای چرب غیراشباع در روغن دانه
۱۵۹	۴-۲-۴- میزان گلوکوزینولات دانه
۱۶۱	۳-۴- رنگیزه‌های فتوسنتزی
۱۶۱	۱-۳-۴- غلظت کلروفیل a
۱۶۳	۲-۳-۴- غلظت کلروفیل b
۱۶۵	۳-۳-۴- غلظت کلروفیل کل
۱۶۷	۴-۳-۴- میزان کاروتنوئید
۱۷۴	۵-۳-۴- میزان فلاونوئید
۱۸۰	۶-۳-۴- میزان آنتوسیانین
۱۸۵	۴-۴- صفات فیزیولوژیکی
۱۸۵	۱-۴-۴- محتوای نسبی آب برگ
۱۸۹	۲-۴-۴- مقاومت روزنه‌ای
۱۹۴	۳-۴-۴- دمای کانوپی
۱۹۶	۵-۴- صفات بیوشیمیایی
۱۹۶	۱-۵-۴- پرولین برگ
۱۹۹	۲-۵-۴- میزان کربوهیدرات محلول برگ
۲۰۷	۶-۴- آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان
۲۰۷	۱-۶-۴- آنزیم سوپراکسیددیسموتاز
۲۱۴	۲-۶-۴- آنزیم آسکوربات پراکسیداز
۲۲۱	۳-۶-۴- آنزیم گلوکاتایون رداکتاز
۲۲۷	۴-۶-۴- میزان دی تیروزین
۲۳۴	۵-۶-۴- میزان مالون دی‌آلدهید
۲۴۱	۷-۴- نتیجه گیری
۲۴۲	۸-۴- پیشنهادات
۲۵۱	منابع و مآخذ

فهرست اشکال

- شکل ۱-۲. روابط ژنومی بین گونه های Brassica ----- ۸
- شکل ۲-۲. ریشه گیاه کلزا ----- ۱۵
- شکل ۳-۲. ساقه گیاه کلزا. ----- ۱۶
- شکل ۴-۲. برگ گیاه کلزا. ----- ۱۷
- شکل ۵-۲. نمای گل و گل آذین گیاه کلزا. ----- ۱۸
- شکل ۶-۲. خورجین گیاه کلزا. ----- ۱۹
- شکل ۷-۲. مراحل رشد گیاه کلزا. ----- ۲۳
- شکل ۱-۳. تغییرات میانگین دما و بارندگی ایستگاه هواشناسی کرج در سالهای زراعی ۹۵-۱۳۹۳. ----- ۷۸
- شکل ۱-۴. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر ارتفاع بوته‌ی کلزا. ----- ۱۰۰
- شکل ۲-۴. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر ارتفاع بوته‌ی کلزا. ----- ۱۰۱
- شکل ۳-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر قطر ساقه‌ی کلزا. ----- ۱۰۴
- شکل ۴-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد شاخه در بوته کلزا. ----- ۱۰۶
- شکل ۵-۴. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر تعداد خورجین اصلی. ----- ۱۰۸
- شکل ۶-۴. اثر متقابل سال×آبیاری بر تعداد خورجین اصلی کلزا. ----- ۱۰۹
- شکل ۷-۴. اثر متقابل سال× تاریخ کاشت بر تعداد خورجین اصلی کلزا. ----- ۱۱۰
- شکل ۸-۴. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر تعداد خورجین اصلی کلزا. ----- ۱۱۱
- شکل ۹-۴. اثر ساده‌ی سال بر تعداد خورجین فرعی. ----- ۱۱۲
- شکل ۱۰-۴. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر تعداد خورجین فرعی. ----- ۱۱۳
- شکل ۱۱-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد خورجین فرعی. ----- ۱۱۳
- شکل ۱۲-۴. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر تعداد خورجین در بوته کلزا. ----- ۱۱۴
- شکل ۱۳-۴. اثر متقابل سال×آبیاری بر تعداد خورجین در بوته کلزا. ----- ۱۱۵
- شکل ۱۴-۴. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر تعداد خورجین در بوته کلزا. ----- ۱۱۶
- شکل ۱۵-۴. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر تعداد خورجین در بوته کلزا. ----- ۱۱۶
- شکل ۱۶-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر طول خورجین ساقه‌ی اصلی، فرعی و بوته. ----- ۱۱۹
- شکل ۱۷-۴. اثر اصلی سال، تاریخ کاشت و آبیاری بر تعداد دانه در خورجین اصلی. ----- ۱۲۱
- شکل ۱۸-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد دانه در خورجین اصلی کلزا. ----- ۱۲۱
- شکل ۱۹-۴. اثر متقابل سال× تاریخ کاشت×آبیاری بر تعداد دانه در خورجین فرعی کلزا. ----- ۱۲۲
- شکل ۲۰-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد دانه در خورجین فرعی کلزا. ----- ۱۲۲
- شکل ۲۱-۴. اثر ساده‌ی آبیاری بر تعداد دانه در خورجین کلزا. ----- ۱۲۳
- شکل ۲۲-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد دانه در خورجین کلزا. ----- ۱۲۳
- شکل ۲۳-۴. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر تعداد دانه در خورجین. ----- ۱۲۴

- شکل ۴-۲۴. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر وزن هزاردانه‌ی کلزا.-----۱۲۶
- شکل ۴-۲۵. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر وزن هزاردانه‌ی کلزا.-----۱۲۷
- شکل ۴-۲۶. اثر ساده‌ی سال بر عملکرد دانه‌ی کلزا.-----۱۲۸
- شکل ۴-۲۷. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر عملکرد دانه‌ی کلزا.-----۱۲۹
- شکل ۴-۲۸. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر عملکرد دانه‌ی کلزا.-----۱۳۰
- شکل ۴-۲۹. اثر ساده‌ی سال و تاریخ کاشت بر عملکرد بیولوژیک کلزا.-----۱۳۱
- شکل ۴-۳۰. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر عملکرد بیولوژیک کلزا.-----۱۳۲
- شکل ۴-۳۱. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر شاخص برداشت کلزا.-----۱۳۵
- شکل ۴-۳۲. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۳۶
- شکل ۴-۳۳. اثر متقابل تاریخ کشت×آبیاری بر درصد روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۳۷
- شکل ۴-۳۴. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر درصد روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۳۷
- شکل ۴-۳۵. اثر ساده‌ی سال بر عملکرد روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۳۹
- شکل ۴-۳۶. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر عملکرد روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۰
- شکل ۴-۳۷. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر عملکرد روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۱
- شکل ۴-۳۸. اثر ساده‌ی سال بر درصد اسید چرب پالمیتیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۲
- شکل ۴-۳۹. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید چرب آراشیدیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۴
- شکل ۴-۴۰. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب آراشیدیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۵
- شکل ۴-۴۱. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر درصد اسید بهنیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۶
- شکل ۴-۴۲. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید بهنیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۶
- شکل ۴-۴۳. اثر ساده‌ی سال (الف)، تاریخ کاشت (ب) آبیاری (ج) بر درصد اسید چرب پالمیتولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۷
- شکل ۴-۴۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب پالمیتولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۸
- شکل ۴-۴۵. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید چرب اولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۹
- شکل ۴-۴۶. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب اولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۴۹
- شکل ۴-۴۷. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۱
- شکل ۴-۴۸. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۲
- شکل ۴-۴۹. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۳
- شکل ۴-۵۰. اثر ساده‌ی آبیاری بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۳
- شکل ۴-۵۱. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۴
- شکل ۴-۵۲. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۴
- شکل ۴-۵۳. اثر ساده‌ی تاریخ کاشت (الف) و آبیاری (ب) بر درصد اسید چرب اروسیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۶
- شکل ۴-۵۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب اروسیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۶
- شکل ۴-۵۵. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید چرب ایکوزنیک روغن دانه‌ی کلزا.-----۱۵۸
- شکل ۴-۵۶. اثر ساده‌ی آبیاری بر میزان گلوکوزینولات دانه‌ی کلزا.-----۱۵۹

شکل ۴-۵۷. اثر متقابل سال×تاریخ کشت بر میزان گلوکوزینولات دانه‌ی کلزا. -----۱۶۰

شکل ۴-۵۸. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر میزان گلوکوزینولات دانه‌ی کلزا. -----۱۶۰

شکل ۴-۵۹. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر میزان کلروفیل a. -----۱۶۲

شکل ۴-۶۰. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر میزان کلروفیل a. -----۱۶۳

شکل ۴-۶۱. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر میزان کلروفیل b. -----۱۶۴

شکل ۴-۶۲. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر غلظت کلروفیل کل. -----۱۶۵

شکل ۴-۶۳. برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) و برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ج) بر میزان کاروتنوئید. -----۱۷۰

شکل ۴-۶۴. اثر برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) و برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ج) بر میزان فلاونوئید. -----۱۷۷

شکل ۴-۶۵. اثر برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) و -----۱۸۳

برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ج) بر میزان آنتوسیانین. -----۱۸۳

شکل ۴-۶۶. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر محتوای نسبی آب برگ. -----۱۸۶

شکل ۴-۶۷: برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری (ب) بر میزان مقاومت روزنه‌ای. -----۱۹۱

شکل ۴-۶۸. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر دمای کانوپی. -----۱۹۵

شکل ۴-۶۹. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر دمای کانوپی. -----۱۹۶

شکل ۴-۷۰. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر میزان پرولین برگ. -----۱۹۷

شکل ۴-۷۱. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر میزان پرولین برگ. -----۱۹۷

شکل ۴-۷۲. اثر برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر میزان کربوهیدرات محلول برگ. -----۲۰۲

شکل ۴-۷۳. اثر برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان کربوهیدرات محلول برگ. -----۲۰۳

شکل ۴-۷۴. اثر برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) بر -----۲۱۰

شکل ۴-۷۵. اثر برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف) برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ج) و برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری (د) بر میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز. -----۲۱۹

شکل ۴-۷۶. اثر برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (الف) برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) بر میزان فعالیت آنزیم گلوکاتایون رداکتاز. -----۲۲۴

شکل ۴-۷۷. اثر برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب)، برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ج) و برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری (د) بر میزان دی تیروزین. -----۲۳۰

شکل ۴-۷۸. اثر برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (الف)، برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ب)، برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری (ج) بر میزان مالون دی آلدئید. -----۲۳۶

فهرست جداول

- جدول ۱-۲. سطح زیر کشت کلزا (هکتار) در ۱۱ کشور عمده در سال های زراعی ۲۰۱۳-۲۰۱۷.-----۱۰
- جدول ۲-۲. میزان تولید کلزا (تن) در ۱۱ کشور عمده در سال های زراعی ۲۰۱۳-۲۰۱۷.-----۱۱
- جدول ۳-۲. ترکیب اسیدهای چرب روغن کلزا.-----۱۳
- جدول ۴-۲. ارتباط رنگ پوسته دانه کلزا با ترکیب شیمیایی دانه.-----۱۳
- جدول ۵-۲. ترکیب شیمیایی کنجاله دانه کلزا.-----۱۴
- جدول ۶-۲. مکانیزم مقاومت به خشکی در گیاهان.-----۳۵
- جدول ۱-۳. مشخصات خاک مزرعه آزمایش در دو سال زراعی.-----۷۹
- جدول ۲-۳. اسامی و مشخصات ژنوتیپ های مورد کاشت -----۸۰
- جدول ۱-۴. مقایسه میانگین اثر ساده ی سال بر قطر ساقه و تعداد شاخه در بوته کلزا.-----۱۰۳
- جدول ۲-۴. مقایسه میانگین اثر ساده ی تاریخ کاشت بر قطر ساقه و تعداد شاخه در بوته کلزا.-----۱۰۳
- جدول ۳-۴. مقایسه میانگین اثر ساده ی آبیاری بر قطر ساقه و تعداد شاخه در بوته کلزا.-----۱۰۳
- جدول ۵-۴. مقایسه میانگین اثر ساده ی تاریخ کاشت بر طول خورجین اصلی، فرعی و بوته.-----۱۱۸
- جدول ۴-۴. مقایسه میانگین اثر ساده ی سال بر طول خورجین اصلی، فرعی و بوته.-----۱۱۸
- جدول ۶-۴. مقایسه میانگین اثر ساده ی آبیاری بر طول خورجین اصلی، فرعی و بوته.-----۱۱۹
- جدول ۷-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر درصد اسید پالمیتیک.-----۱۴۳
- جدول ۸-۴. مقایسه میانگین اثر ساده ی تاریخ کاشت بر غلظت کلروفیل b و کل.-----۱۶۴
- جدول ۹-۴. مقایسه میانگین اثر ساده ی آبیاری بر غلظت کلروفیل b و کل.-----۱۶۴
- جدول ۱۰-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان کاروتنوئید در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.-----۱۶۸
- جدول ۱۱-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان فلاونوئید در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.-----۱۷۵
- جدول ۱۲-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان آنتوسیانین در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.-----۱۸۲
- جدول ۱۳-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر محتوای نسبی آب برگ کلزا.-----۱۸۷
- جدول ۱۴-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان مقاومت روزنه ای در دوسال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.-----۱۹۰
- جدول ۱۵-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان کربوهیدرات در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.-----۲۰۱
- جدول ۱۶-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.-----۲۰۹
- جدول ۱۷-۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.-----۲۱۷

- جدول ۴-۱۸- مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان فعالیت آنزیم گلوکاتایون رداکتاز در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳----- ۲۲۳
- جدول ۴-۱۹- مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان دی تیروزین در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳ .----- ۲۲۸
- جدول پیوست ۱- تجزیه واریانس مرکب صفات مورفولوژی مورد مطالعه‌ی ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵ .----- ۲۴۳
- جدول پیوست ۲- تجزیه واریانس مرکب صفات مورفولوژی مورد مطالعه ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵ .----- ۲۴۴
- جدول پیوست ۳- تجزیه واریانس مرکب صفات عملکرد و اجزای عملکرد و درصد روغن کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵----- ۲۴۵
- جدول پیوست ۴- تجزیه واریانس مرکب اسیدهای چرب روغن دانه ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵----- ۲۴۶
- جدول پیوست ۵- تجزیه واریانس مرکب اسیدهای چرب و گلوکوزینولات روغن دانه ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵----- ۲۴۷
- جدول پیوست ۶- تجزیه واریانس مرکب صفات مورد مطالعه ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵----- ۲۴۸
- جدول پیوست ۷- تجزیه واریانس مرکب صفات بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵----- ۲۴۹
- جدول پیوست ۸- تجزیه واریانس مرکب صفات بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵----- ۲۵۰

فصل ۱: مقدمه

۱-۱ مقدمه

با سیر افزایشی نرخ رشد جمعیت در جهان، تقاضا برای تولیدات کشاورزی افزایش خواهد یافت. از طرف دیگر پیش‌بینی می‌شود که تقاضای جهانی برای غذا تا سال ۲۰۵۰ میلادی بیش از ۷۰ درصد افزایش یابد (تیلان و همکاران، ۲۰۱۱). گیاهان روغنی به عنوان منبع روغن‌های اشباع نشده، بخش بزرگی از روغن مصرفی انسان را تأمین کرده و با توجه به اثر روغن‌ها در سلامت جسمانی انسان‌ها، مصرف آن‌ها رشد فزاینده‌ای یافته است. یکی از گیاهان دانه روغنی که توجه بسیاری از محققین را به خود جلب کرده است کلزا (*Brassica napus* L.) می‌باشد. در طی سال‌های اخیر نیز سرمایه‌گذاری در زمینه‌ی دانه‌های روغنی و به‌طور خاص، کلزا مورد توجه دولت قرار گرفته است (رضایی‌زاده و همکاران، ۱۳۹۰). گیاه کلزا با داشتن ۴۰-۴۴ درصد روغن، یکی از مهم‌ترین دانه‌های روغنی محسوب می‌شود و بعد از سویا و نخل روغنی، سومین گیاه روغنی یکساله جهان است که به خاطر روغن خوراکی آن کشت می‌شود (فائو، ۲۰۱۳). در دهه گذشته به دلیل اهمیت بسیار بالای روغن خوراکی و کنجاله برای خوراک دام، سطح زیر کشت این گیاه روغنی به طور چشمگیری افزایش پیدا کرده است، هر چند در سال‌های اخیر به دلیل کمبود نزولات جوی و تنش خشکی، سطح زیر کشت کلزا با کاهش نیز مواجه گردیده است (مقدم و پورداد، ۲۰۱۱). با توجه به این‌که ایران در منطقه‌ی خشک و نیمه‌خشک قرار دارد (دیپهیم‌فرد و همکاران، ۲۰۱۸) و با محدودیت آب مواجه می‌باشد (شیرانی‌راد و همکاران، ۲۰۱۳)، بنابراین توجه به آثار کمبود آب در طول فصل رشد گیاه ضروری است. خشکی، به طور جدی مهم‌ترین عامل محدودکننده رشد و تولید کلزا در ایران به شمار می‌رود (مجیدی و همکاران، ۲۰۱۵). تأثیر تنش خشکی بر عملکرد کلزا تابعی از ژنوتیپ، شدت و طول مدت تنش، شرایط آب و هوایی و مراحل رشد و نمو می‌باشد. البته زمان وقوع تنش نسبت به شدت تنش آبی مهم‌تر می‌باشد (زیرگلی و کهریزی، ۲۰۱۵). بیشترین کاهش عملکرد دانه همزمان با قطع آبیاری در مرحله گل‌دهی اتفاق می‌افتد و مرحله گل‌دهی و تشکیل خورجین حساس‌ترین مرحله به تنش خشکی می‌باشند (آنگادی و کات‌فورد، ۲۰۰۳). در سطح مولکولی اثر مهم و منفی تنش آب در آسیب اکسیداتیو سلول گیاهی، توسط

تنش اسمزی ایجاد شده که به دلیل عدم تعادل بین تولید گونه‌های اکسیژن فعال^۱ و سیستم دفاع آنتی اکسیدانی می‌باشد (هو و همکاران، ۲۰۰۶). در غلظت‌های کم، ROS به عنوان مولکول‌های علامت‌رسان در مسیر انتقال اکسیداسیون در گیاهان به کار می‌رود، با این حال تولید بیش از حد ROS در شرایط تنش می‌تواند به اجزای سلولی از جمله DNA، پروتئین‌ها و چربی‌های غشا آسیب برساند و به شدت، عملکرد طبیعی سلول‌ها را تخریب نماید (سیلوا و همکاران، ۲۰۱۰). تاریخ کاشت، عامل مهمی است که عملکرد دانه، میزان روغن و ترکیب اسیدهای چرب را تحت تأثیر قرار می‌دهد (کوتروباس و پاپادوسکا، ۲۰۰۵). زمان کاشت مناسب، باعث رشد کافی بوته‌های کلزا شده، آسیب‌پذیری بوته‌ها را در برابر سرما کاهش داده و باعث افزایش معنی‌دار عملکرد دانه می‌شود (پاسبان‌اسلام، ۲۰۱۱). در بسیاری از مناطق کشور، در زمان کشت کلزا که اواخر اردیبهشت و اوایل خرداد که مصادف با مراحل تشکیل خورجین و پر شدن دانه می‌باشد، دما به سرعت افزایش پیدا کرده و باعث بروز خسارت گرم‌زدگی و تنش خشکی می‌شود. از طرفی در این زمان به علت محدود بودن منابع آبی و اختصاص آب به زراعت‌های بهاره و تابستانه، معمولاً زراعت کلزا با کمبود آب و تنش خشکی مواجه می‌شود (شیرانی‌راد و همکاران، ۱۳۹۲). کلزا در مراحل پایانی رشد (گل‌دهی، تشکیل خورجین و پر شدن دانه) حساسیت زیادی به تنش خشکی و گرما دارد و این گونه تنش‌ها باعث افت شدید عملکرد می‌شود. عملکرد کلزا را می‌توان با رعایت اصول به‌زراعی و به‌نژادی بهبود بخشید. بدین منظور علاوه بر معرفی ارقام دارای عملکرد بالا، از حداکثر ظرفیت ژنتیکی ارقام موجود نیز در شرایط آب و هوایی مختلف می‌توان استفاده نمود، که بخشی از این هدف با بکارگیری روش‌های مدیریتی نظیر کاشت در زمان مناسب به منظور ارتقای عملکرد کمی و کیفی کلزا قابل دستیابی است (کیفوما و همکاران، ۲۰۰۶). در شرایط کمبود آب، ژنوتیپ‌های مقاوم توانایی بیشتری برای سازگاری با این شرایط را دارند (شیرانی‌راد و همکاران، ۲۰۱۳). اما در این زمینه اطلاعات کافی برای انتخاب ارقام جدید کلزا با پتانسیل عملکرد بالا تحت شرایط محدودیت آب وجود ندارد (نادری و امام، ۲۰۱۴).

1: REACTIVE OXYGEN SPECIES

۱-۲- اهداف

محدودیت منابع آبی برای تولید محصولات کشاورزی در کشور (بهرانی و پوررضا، ۲۰۱۶)، ایجاب می‌کند که به منظور دستیابی به عملکرد بالاتر در گیاهان روغنی و از جمله کلزا تدابیر ویژه‌ای اندیشیده شود. بنابراین شناسایی ارقام متحمل به قطع آبیاری در مراحل پایانی دوره رشد از اهمیت بسزایی برخوردار است. از آنجایی که در منطقه کرج و مناطق مشابه معمولاً در ماه‌های اسفند و فروردین بارندگی‌های نسبتاً خوبی صورت می‌گیرد (مطابق آمار هواشناسی ۱۰ ساله) که تا حدودی نیاز آبی گیاه در مرحله‌ی ساقه‌دهی و اوایل گل‌دهی را فراهم می‌کند، جهت صرفه‌جویی در مصرف آب به ویژه آب‌های آخر (مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی و پر شدن دانه کلزا) که مصادف با آبیاری‌های اولیه زراعت‌های بهاره می‌باشد، کشاورزان عمدتاً در این مراحل، آب کافی جهت اختصاص به زراعت را ندارند و قطع آبیاری در این مراحل، سبب دو تا سه بار صرفه‌جویی در آبیاری نسبت به شرایط معمول (شاهد) می‌گردد. هدف از اجرای پژوهش حاضر، بررسی اثر قطع آبیاری در مراحل انتهایی فصل رشد بر صفات زراعی، عملکرد، اجزای عملکرد، خصوصیات فیزیولوژیکی و پروفیل اسیدهای چرب در روغن دانه ژنوتیپ‌های مختلف کلزا و در نهایت شناسایی ژنوتیپ‌های مقاوم به قطع آبیاری در مناطق معتدل سرد و نیمه‌خشک کشور می‌باشد. بنابراین اهداف اجرای این تحقیق عبارتند از :

- ۱- بررسی اثر تنش خشکی در مرحله حساس رشد (خورجین‌دهی) بر خصوصیات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، اجزای عملکرد، درصد و میزان روغن کلزا.
- ۲- تأثیر تنش خشکی بر میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان.
- ۳- ارزیابی و مقایسه تغییرات میزان اسیدهای چرب دانه و گلوکوزینولات دانه در شرایط تنش خشکی و کشت تأخیری.
- ۴- گزینش ارقام منتخب کلزا که کمترین افت عملکرد دانه و روغن را در شرایط تنش خشکی آخر فصل در رژیم‌های متفاوت حرارتی و رطوبتی را از خود نشان می‌دهند.

فصل دوم : بررسی منابع

۲-۱- اهمیت و تاریخچه زراعت کلزا

با سیر افزایشی نرخ رشد جمعیت در جهان، تقاضا برای تولیدات کشاورزی افزایش خواهد یافت اگر چه گندم، ذرت، برنج و لگوم‌ها غذای عمده انسان‌ها را تشکیل می‌دهند، اما نقش دانه‌های روغنی غیر قابل انکار می‌باشد. به طوری که دانه‌های روغنی پس از غلات، دومین ذخایر غذایی جهان را تشکیل می‌دهند. این محصولات علاوه بر دارا بودن ذخایر غنی اسیدچرب، حاوی پروتئین نیز می‌باشند. در این میان کلزا یکی از مهم‌ترین دانه‌های روغنی محسوب شده و پس از سویا و نخل روغنی سومین گیاه روغنی یکساله جهان است که به خاطر روغن خوراکی آن کشت می‌شود (فائو، ۲۰۱۳). درصد پایین اسیدهای چرب اشباع شده روغن کلزا نسبت به روغن‌های گیاهی دیگر سبب شد تا روغن کلزا به عنوان یک روغن خوراکی مفید مورد توجه قرار گیرد (اسکارت و تانگ، ۲۰۰۶). با افزایش کیفیت روغن کلزا در سال‌های اخیر، روغن این گونه‌ی گیاهی به طور قابل توجهی مورد پذیرش عمومی قرار گرفته است. در حال حاضر روغن کانولا، به همراه گونه‌های دیگر جنس براسیکا، پس از سویا، مقام دوم تولید روغن بین دانه‌های روغنی را به خود اختصاص داده است (اسکارت و تانگ، ۲۰۰۶؛ فائو، ۲۰۱۷). به دنبال تدوین طرح تأمین روغن نباتی به منظور رسیدن به مرز ۷۵ درصد خودکفایی طی برنامه چهارم و پنجم، زراعت کلزا در ایران از سال ۱۳۷۶ بطور جدی مورد توجه وزارت جهاد کشاورزی قرار گرفت. بر اساس گزارش دفتر پنبه و دانه‌های روغنی وزارت جهاد کشاورزی، میزان خودکفایی کشور در تولید دانه‌های روغنی متناسب با شرایط ۱۸ تا ۲۰ درصد برآورد شده است که این میزان در برنامه پنج ساله پنجم به ۷۳ درصد خواهد رسید که ۱۶ درصد آن از محل روغن زیتون و بقیه نیز از سایر دانه‌های روغنی تأمین خواهد شد. کلزا با دارا بودن ۴۰-۴۴ درصد روغن و ۳۸ تا ۴۵ درصد پروتئین، سویا ۱۸ تا ۲۴ درصد روغن و ۳۲ تا ۳۷ درصد پروتئین، آفتابگردان ۴۵ درصد روغن و ۲۵ درصد پروتئین، دانه گلرنگ ۲۷ تا ۳۵ درصد روغن، کنجد ۵۰ درصد روغن و بادام‌زمینی ۴۵ تا ۵۰ درصد روغن در فهرست دانه‌های روغنی قابل کشت در کشور قرار گرفته است. کلزای روغنی مهم‌ترین گونه زراعی جنس براسیکا است که فرم وحشی آن به احتمال قوی به اروپا و آفریقای شمالی محدود می‌گردد. به دلیل اینکه کلزا از

تلاقی دو گونه شلغم روغنی^۱ و کلم روغنی^۲ به وجود آمده است، محتمل ترین موطن کلزا منطقه ای است که در آن هم شلغم روغنی و هم کلم روغنی در کنار هم می رویند (عزیزی و همکاران، ۱۳۷۸). فرم وحشی کلزا به احتمال قوی به اروپا و آفریقای شمالی محدود می گردد (شیرانی راد و دهشیری، ۱۳۸۱). بر اساس نوشته های دوران قدیم، توجه به گیاه کلزا به ۲۰۰ سال قبل از میلاد مسیح بر می گردد. در نوشته های بسیار قدیمی به زبان سانسکریت، دانه روغنی کلزا سارسون^۳ نامیده شده است. در آثار به دست آمده از سنگ نوشته های مصری و همچنین در نوشته های هندوها که ۱۵۰۰ تا ۲۰۰۰ سال قبل از میلاد به دست آمده است و همچنین در کتیبه های یونانی و چینی نیز که مربوط به ۲۰۰ تا ۵۰۰ سال قبل از میلاد است، توجه ویژه ای به گیاهان روغنی جنس براسیکا گردیده است (عاشوری، ۱۳۸۰).

۲-۲- روابط ژنومی و طبقه بندی

مبدأ کلزا و شلغم روغنی به خوبی روشن نمی باشد. در خانواده چلیپائیان دو گونه زراعی به نام های کلزا و شلغم روغنی وجود دارد. در هندوستان نیز خردل قهوه ای^۴ که به خردل هندی نیز معروف است، کشت می شود. روابط ژنومی گونه های اصلی این جنس (براسیکا) بسیار پیچیده می باشد. از تلاقی طبیعی بین سه گونه دیپلوئید خردل سیاه^۵، کلم^۶ و شلغم روغنی، سه گونه آمفی دیپلوئید کلزا، خردل هندی و خردل حبشی^۷ به وجود آمده اند. این گونه ها بر اثر تلاقی طبیعی و گزینش مصنوعی در یک دوره طولانی تکامل یافته و اکثر آن ها دارای تیپ ها و زیر گونه های متعدد می باشند که از لحاظ مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی با هم تفاوت دارند. کلزا و شلغم روغنی هر دو برای تولید روغن و استفاده از علوفه ای ریشه ای مغذی کشت می گردند. این دو گونه متعلق به جنس براسیکا، واریته های یک ساله و دوساله ای دارند که از نظر فیزیولوژیکی با

1: *Brassica campestris*

2: *Brassica oleracea*

3: *Sarson*

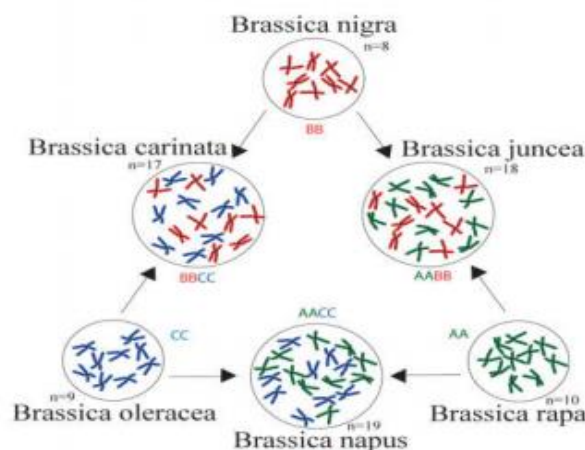
4: *Brassica juncea*

5 : *Brassica nigra*

6: *Brassica oleracea*

7: *Brassica carinata*

هم متفاوتند. به طوری که واریته‌های دو ساله آن‌ها بدون قرار گرفتن در معرض سرما گل نمی‌دهند (شهیدی و فروزان، ۱۳۷۶). کلزا دارای (۳۸) کروموزوم که آن‌ها را به صورت AACC نمایش می‌دهند. در شکل ۱-۲ روابط ژنومی بین گونه‌های جنس *Brassica* نشان داده شده است.



شکل ۱-۲. روابط ژنومی بین گونه‌های *Brassica*

۲-۳- اهمیت روغن و دانه‌های روغنی

نیاز سالانه کشور به انواع روغن‌های خوراکی با توجه به مصرف سرانه هر نفر ۱۶ کیلوگرم، می‌تواند به ژنوتیپی معادل یک میلیون و دویست هزار تن برسد که از این میزان حدود ۹ تا ۱۰٪ یعنی ۹۵ تا ۱۰۰ هزار تن از طریق تولیدات دانه‌های روغنی در داخل کشور تأمین می‌گردد. روغن‌های خوراکی که از اجزای مهم در رژیم غذایی روزانه می‌باشند، منبع اصلی چربی‌ها و ویتامین‌های محلول در چربی هستند که هر دو نقش اساسی در رژیم غذایی انسان و همچنین صنعت دارند (استوچلیک و زاک، ۲۰۰۲؛ الحسن و همکاران، ۲۰۱۵). در ایران، کلزا گیاه نسبتاً جدیدی بوده و در چند سال گذشته به دلیل اهمیت بسیار بالای این روغن خوراکی و کنجاله برای خوراک دام، سطح زیر کشت این گیاه روغنی به طور چشمگیری افزایش پیدا کرده است، در حالی که در سال‌های اخیر به دلیل کمبود نزولات جوی و تنش خشکی، سطح زیر کشت کلزا با کاهش مواجه گردیده است (مقدم و پورداد، ۲۰۱۱). با توجه به نیاز مبرم کشور به تولید دانه‌های روغنی

سطح زیر کشت آن در حال گسترش می‌باشد. دانه‌های روغنی سویا و آفتابگردان که در گذشته در کشور کشت و کار می‌شدند به علت تابستانه بودن و نیاز آبی زیاد و عدم امکان کشت در اقلیم‌های مختلف امکان توسعه چندانی نداشتند اما با معرفی گیاه جدید کلزا به زراعت کشور، محدودیت‌های مذکور برداشته شد. طبق آمار سازمان خواربار و کشاورزی جهان^۱ در سال ۲۰۱۱، تولید دانه کلزا در ایران و دنیا به ترتیب به میزان ۳۴۵ هزار و ۶۲/۴ میلیون تن بوده است. یکی از عوامل مهم که توسعه و کشت موفقیت‌آمیز کلزا را به مخاطره می‌اندازد تنش کم‌آبی است زیرا کمبود آب مهم‌ترین عامل محدود کننده رشد و تولید این گیاه در ایران به شمار می‌رود (مرادشاهی و همکاران، ۲۰۰۴؛ رشیدی و همکاران، ۲۰۱۲). اما با این حال کلزا به واسطه کارایی مصرف آب بالا، تحمل نسبی به تنش کم‌آبی و تحمل نسبی به شوری خاک (گال و همکاران، ۲۰۱۴)، گیاه مناسبی برای کشت و کار در مناطق خشک می‌باشد. در این میان کلزا در کانون توجه قرار دارد، چرا که به عنوان یکی از مهم‌ترین دانه‌های روغنی، ۱۴/۸ درصد از میزان کل توزیع جهانی دانه‌های روغنی (بالغ بر ۶۸ میلیون تن) را به خود اختصاص داده است (فائو، ۲۰۱۷). اهمیت دانه‌های روغنی به لحاظ ارزش روغن و کنجاله دانه، ارزش تناوبی و اثرات مفید اغلب آن‌ها در حاصلخیزی خاک، هزینه‌های محدود تولید و امکان مکانیزاسیون و اشتغال‌زایی، تأمین ظرفیت کارخانجات روغن‌کشی و به سبب صرفه‌جویی در خروج ارز از کشور از جمله عواملی هستند که اهمیت توسعه کشت دانه‌های روغنی و گسترش برنامه‌های علمی و تحقیقاتی در این زمینه را بیش از پیش روشن می‌سازند. پنج گونه از این جنس براسیکا به نام‌های کلزا (*Brassica napus* L.)، شلغم روغنی (*Brassica rapa* L.)، خردل هندی (*Brassica juncea* L.)، خردل حبشی (*Brassica carinata* L.) و خردل سفید (*Sinapis alba* L.) در سطح جهان به عنوان دانه روغنی شناخته می‌شوند که مهم‌ترین گونه‌های زراعی آن کلزا (*Brassica napus* L.)، شلغم روغنی (*Brassica rapa* L.) و خردل هندی (*Brassica juncea* L.) بوده که در اقلیم‌های مختلف برای تولید روغن، کشت می‌شوند (شیرانی‌راد و دهشیری، ۱۳۸۱؛ بارت، ۲۰۱۶).

1: FAO

۲-۴- سطح زیر کشت کلزا در جهان

براساس اطلاعات منتشر شده از سوی سازمان جهانی خواربار و کشاورزی (FAO) در سال ۲۰۱۷ میلادی، یازده کشور برتر تولید کننده کلزا در جهان که دارای بیشترین سطح زیر کشت بودند به ترتیب: کانادا، چین، هند، استرالیا، فرانسه، آلمان، روسیه، لهستان، اوکراین، انگلستان معرفی شدند (جدول ۲-۱). در سال ۲۰۱۷ از مجموع ۳۴۷۴۰۴۰۳ هکتار سطح زیر کشت کلزا در دنیا، سه کشور کانادا، چین و هند در مجموع ۲۱۰۹۶۰۹۳ هزار هکتار، بالغ بر ۶۰/۷۲ درصد از سطح زیر کشت کلزای جهان را بخود اختصاص داده‌اند.

جدول ۲-۱. سطح زیر کشت کلزا (هکتار) در ۱۱ کشور عمده در سال های زراعی ۲۰۱۳-۲۰۱۷.

ردیف	کشور	۲۰۱۳	۲۰۱۴	۲۰۱۵	۲۰۱۶	۲۰۱۷
۱	استرالیا	۳۲۷۱۶۴۹	۲۷۲۰۸۳۵	۲۸۹۶۹۵۱	۲۰۹۰۸۹۲	۲۶۸۱۱۶۲
۲	کانادا	۸۱۵۸۶۰۰	۸۳۴۳۸۰۰	۸۳۲۲۰۰۰	۷۹۹۰۳۰۰	۸۴۴۳۰۸۴
۳	چین	۷۵۱۹۴۲۹	۷۵۸۷۹۳۳	۷۰۲۸۰۰۹	۶۶۲۳۰۰۹	۶۶۵۳۰۰۹
۴	فرانسه	۱۴۳۶۵۹۶	۱۵۰۳۰۱۲	۱۵۰۵۸۲۶	۱۵۵۰۷۲۰	۱۴۰۸۰۰۰
۵	آلمان	۱۴۶۵۶۰۰	۱۳۹۴۲۰۰	۱۲۸۵۵۰۰	۱۳۲۵۷۰۰	۱۳۰۸۹۰۰
۶	هند	۶۳۴۰۰۰۰	۶۶۴۵۷۴۰	۵۷۹۱۰۰۰	۵۷۶۲۰۰۰	۶۰۰۰۰۰۰
۷	ایران	۹۳۵۶۵	۸۱۷۸۲	۷۷۱۲۶	۷۵۳۱۰	۷۰۴۴۴
۸	لهستان	۹۲۰۷۰۵	۹۵۱۱۰۸	۹۴۷۰۷۵	۸۲۲۶۲۴	۹۱۴۲۶۶
۹	روسیه	۱۱۱۱۷۳۷	۱۰۶۲۴۴۸	۹۰۳۲۷۷	۹۱۱۷۸۲	۹۵۵۹۱۲
۱۰	اوکراین	۹۹۶۰۹۰	۸۶۵۳۰۰	۶۷۱۱۰۰	۴۴۹۳۰۰	۷۸۵۷۰۰
۱۱	انگلستان	۷۱۵۲۱۸	۶۷۴۵۸۰	۶۵۲۰۰۰	۵۷۹۰۰۰	۵۶۲۰۰۰

۲-۵- میزان تولید کلزا در جهان

براساس آمار سازمان جهانی خواربار و کشاورزی ملل متحد (FAO) در سال ۲۰۱۷، میزان تولید جهانی کلزا، ۷۶۲۳۸۳۴۰ تن می‌باشد که از این مقدار سه کشور کانادا، چین و هند در مجموع با ۴۲۵۱۹۰۱۰ تن، بالغ بر ۵۵/۷۷ درصد بیشترین میزان تولید جهانی کلزا را به خود اختصاص داده‌اند (جدول ۲-۲).

جدول ۲-۲. میزان تولید کلزا (تن) در ۱۱ کشور عمده در سال‌های زراعی ۲۰۱۳-۲۰۱۷.

ردیف	کشور	۲۰۱۳	۲۰۱۴	۲۰۱۵	۲۰۱۶	۲۰۱۷
۱	استرالیا	۴۱۴۱۷۳۱	۳۸۳۲۰۴۹	۳۵۴۰۰۲۱	۲۷۷۵۴۷۹	۴۳۱۳۲۳۰
۲	کانادا	۱۸۵۵۱۰۰۰	۱۶۴۱۰۱۰۰	۱۸۳۷۶۵۰۰	۱۹۵۹۹۲۰۰	۲۱۳۲۸۰۰۰
۳	چین	۱۴۴۵۸۰۲۵	۱۴۷۷۲۲۱۰	۱۳۸۵۹۰۱۰	۱۳۱۲۸۰۱۰	۱۳۲۷۴۰۱۰
۴	فرانسه	۴۳۶۶۲۰۰	۵۵۲۴۰۹۴	۵۳۳۴۴۰۴	۴۷۲۷۹۶۱	۵۲۰۰۰۰۰
۵	آلمان	۵۷۸۴۳۰۰	۶۲۴۷۴۰۰	۵۰۱۶۸۰۰	۴۵۷۹۶۰۰	۴۲۷۵۶۰۰
۶	هند	۷۸۲۰۰۰۰	۷۸۷۷۰۰۰	۶۲۸۲۰۰۰	۶۷۹۷۰۰۰	۷۹۱۷۰۰۰
۷	ایران	۱۷۴۹۹۹	۱۴۵۹۷۸	۱۳۳۷۱۵	۱۳۸۱۹۴	۱۲۸۵۶۷
۸	لهستان	۲۶۷۷۶۶۵	۳۲۷۵۸۰۶	۲۷۰۰۷۷۶	۲۲۱۹۲۷۰	۲۶۹۷۲۶۵
۹	روسیه	۱۵۰۸۹۷۳	۹۹۸۹۳۲	۱۰۱۲۲۰۶	۱۳۳۷۹۴۰	۱۲۵۹۱۸۵
۱۰	اوکراین	۲۳۵۱۷۳۰	۲۱۹۸۰۲۰	۱۷۳۷۶۰۰	۱۱۵۳۹۱۰	۲۱۹۴۷۹۰
۱۱	انگلستان	۲۱۲۸۱۴۲	۲۴۵۹۵۷۶	۲۵۴۲۰۰۰	۱۷۷۵۰۰۰	۲۱۶۷۰۰۰

براساس آمار منتشر شده وزارت جهاد کشاورزی ایران، سطح زیر کشت کلزا در سال زراعی ۹۸-۱۳۹۷، ۲۲۸ هزار هکتار بوده که میانگین عملکرد دانه برابر ۱۶۷۵ کیلوگرم در هکتار و میزان کل تولید دانه برابر ۳۸۱/۹ هزار تن گزارش شده است.

۲-۶- ترکیب شیمیایی دانه کلزا

خصوصیات کیفی هر نوع روغن بستگی به ترکیب اسیدهای چرب آن دارد و کیفیت روغن دانه یکی از مهم‌ترین صفات برای اهداف اصلاحی جنس براسیکا در محیط‌های نیمه‌خشک می‌باشد (انجالبورت و همکاران، ۲۰۱۳). روغن کلزا حاوی ۷ درصد اسیدهای چرب اشباع، ۶۶ درصد اسیدهای چرب تک غیر اشباع و ۲۷ درصد اسیدهای چرب چند غیراشباعی می‌باشد و ارقام کلزا از نظر ترکیب اسیدهای چرب روغن دانه تفاوت معنی‌داری با هم دارند (کدیور و همکاران، ۲۰۱۰) (جدول ۲-۳). روغن دانه کلزا به طور عمده براساس میزان اسیدهای چرب اولئیک، لینولئیک و اروسیک تعیین می‌گردد و به میزان زیادی تحت تأثیر شرایط محیطی (انجالبورت و همکاران، ۲۰۱۳) و نوع ژنوتیپ (جاویدفر و همکاران، ۲۰۰۱) قرار می‌گیرد. دانه کلزا

حاوی ۴۰ تا ۴۸ درصد روغن در دانه و ۳۸ تا ۴۵ درصد پروتئین در کنجاله می‌باشد و میزان رطوبت دانه در حدود ۵ درصد می‌باشد. نسبت اسیدلینولئیک به اسیدلینولنیک در روغن کلزا تقریباً ۱:۲ می‌باشد که برای مصارف انسان، نسبت متعادلی به شمار می‌رود (شیرانی‌راد و دهشیری، ۱۳۸۱). کلزاهای دارای مقدار کم اسیداروسیک، برای مصارف خوراکی مناسب‌ترند. روغن کلزا در مقام مقایسه با روغن‌های حاصله از دانه‌های روغنی ممتاز آفتابگردان، ذرت و سویا به دلیل حضور اسیدهای چرب اشباع نشده و فاقد کلسترول از کیفیت تغذیه‌ای بالایی برخوردار است. کنجاله کلزا با دارا بودن حدود ۳۸-۴۳ درصد پروتئین قابل جذب، ۳/۶ درصد چربی، ۱/۱۳ درصد فسفر قابل جذب نسبت به کنجاله‌ی سویا برتری دارد (شهیدی و فروزان، ۱۳۷۶؛ واحدی، ۲۰۰۸) (جدول ۲-۵). پوسته کلزا تقریباً ۱۶/۵ تا ۱۸/۵ درصد وزن خشک دانه را تشکیل می‌دهد. ثابت شده است که رنگ پوست دانه با ترکیب شیمیایی دانه در ارتباط می‌باشد. ارقامی که دانه‌شان زرد است، روغن و پروتئین بیشتر و فیبر کمتر و پوسته نازک‌تری دارند. ارتباط بین رنگ پوسته دانه کلزا با ترکیب شیمیایی دانه در (جدول ۲-۴) نشان داده شده است (شیرانی‌راد و دهشیری، ۱۳۸۱). کنجاله کلزا حاوی ۱۳ درصد فیبر می‌باشد. وجود مقدار نسبتاً زیاد فیبر در کنجاله یک عامل محدودکننده در استفاده از آن به عنوان خوراک دام محسوب می‌شود، زیرا توان تولید انرژی را در جیره‌ی غذایی کاهش می‌دهد. پوسته کلزا تقریباً ۱۶/۵ تا ۱۸/۵ درصد وزن خشک دانه را تشکیل می‌دهد. ثابت شده است که رنگ پوسته کلزا با ترکیب شیمیایی دانه در ارتباط است (شیرانی‌راد و دهشیری، ۱۳۸۱). اگر چه کنجاله به عنوان خوراک دام نسبت به روغن آن از ارزش اقتصادی کمتری برخوردار است، ولی بعضی از جنبه‌های مربوط به ترکیب کنجاله، از جمله ارزش غذایی و مطلوب بودن، آن را به عنوان خوراک دام تحت تأثیر قرار می‌دهد. کنجاله که در حدود ۵۵ تا ۶۵ درصد از دانه کلزا را تشکیل می‌دهد دارای مقادیر بالای پروتئین با کیفیت مطلوب می‌باشد. میزان پروتئین عملاً با روغن همبستگی منفی شدید داشته و عوامل محیطی و ژنتیکی نیز بر پروتئین دانه همانند روغن تأثیر می‌گذارد.

جدول ۲-۳. ترکیب اسیدهای چرب روغن کلزا.

نوع اسید چرب	نام اسید چرب	اسیدچرب در کلزای سنتی (درصد)	اسیدچرب در کلزای یک صفر(درصد)	اسیدچرب در کلزای دو صفر(درصد)
اشباع شده (بدون پیوند دوگانه)	پالمیتیک	۱/۷	۳/۵	۴
	استئاریک	۰/۹	۱/۵	۱/۴
	دکوزانویک	۰/۹	۰/۳	۰/۳
	لیگنوسریک	۰/۵	۰/۱	۰/۱
	پالمیتولیک	۰	۰/۴	۰/۵
اشباع نشده (با یک پیوند دوگانه)	اولئیک	۱۲/۳	۵۸/۹	۵۶/۹
	اکوزنویک	۵/۸	۱/۵	۱/۵
	اروسیک	۵۹/۴	۱/۱	۰
	نرویک	۱/۶	۰/۲	۰/۳
اشباع نشده با دو پیوند دوگانه	لینولیک	۱۲/۷	۲۱/۸	۲۳/۸
اشباع نشده با سه پیوند دوگانه	لینولنیک	۷/۶	۱۰/۵	۱۰/۱

(واحدی، ۲۰۰۸)

جدول ۲-۴. ارتباط رنگ پوسته دانه کلزا با ترکیب شیمیایی دانه.

رنگ دانه	روغن (درصد)	پروتئین (درصد)	فیبر خام (درصد)
قهوه ای تیره	۳۹/۹	۳۹/۳	۱۳/۷
زرد مایل به قهوه ای	۴۲/۲	۴۱	۱۱/۵
زرد	۴۵/۵	۴۲/۱	۸/۹

جدول ۲-۵. ترکیب شیمیایی کنجاله دانه کلزا.

نوع کنجاله	پروتئین (درصد)	جربی (درصد)	فیبر (درصد)	کلسیم (درصد)	فسفر (درصد)	خاکستر (درصد)
کلزا	۳۸-۴۳	۳/۶	۱۳	۰/۷۱	۱/۱۳	۶/۸
ذرت	۸/۹	۳/۵	۲/۹	۰/۰۱	۰/۲۵	۱۰
پنبه دانه	۳۵-۴۰	۵	۱۲/۷	۰/۱۷	۱	۶/۴
سویا	۴۲-۴۹	۱/۵	۶/۵	۰/۲	۰/۶	۶
آفتابگردان	۳۱-۳۳	۷/۶	۲۳	۰/۴۳	۱	۷/۷

(واحدی، ۲۰۰۸)

۲-۷- گیاه‌شناسی

کلزا (*Brassica napus* L.) از تیره چلیپائیان (Cruciferae) Brassicaceae، جنس Brassica و گونه زراعی napus می‌باشد. کلزا گیاهی یک‌ساله، آلوتراپلوئید با ۱۹ جفت کروموزوم، سرمادوست و روز بلند است. صفر فیزیولوژیک آن دو درجه سانتی‌گراد است. توانایی بذر گونه‌های کلزا برای جوانه‌زنی و رشد در دماهای پایین موجب شده است تا این گونه به عنوان محدود گیاهانی باشد که می‌تواند در شرایط خنک، ارتفاعات بالا و مناطق معتدله کشت شوند. کلزا می‌تواند یک محدوده‌ی وسیع از طول دوره‌ی روشنایی را تحمل کند. دمای بهینه برای رشد و نمو این گیاه ۲۵ تا ۳۰ درجه است و قادر است برای دوره‌های کوتاه مدت دمای ۴۰ درجه را نیز تحمل نماید. با افزایش سن گیاه توانایی جوانه‌زنی دانه‌گرده کاهش می‌یابد. در ۴- درجه هیچ لوله‌گرده‌ای وجود ندارد که رشد کند و در ۳ درجه سانتی‌گراد نیمی از دانه‌های گرده ایجاد یک لوله‌گرده کوتاه تولید می‌کنند. دمای ۱۰ تا ۲۵ درجه موجب بیشترین سرعت جوانه‌زنی دانه‌گرده می‌شود. دماهای بالای ۳۵ درجه موجب از بین رفتن توان جوانه‌زنی و قابلیت حیات دانه‌گرده می‌گردند و شکل دانه‌گرده از بیضوی به حلقوی تغییر می‌کند. این گیاه دو جنسه، خود ناسازگار و دارای دو تیپ رشدی بهاره و پاییزه است. ارقام بهاره دوره‌ی رشد کوتاه دارند و نیازمند بهاره‌سازی نیستند، در حالی که ارقام پاییزه از لحاظ نیاز به بهاره‌سازی متغیر هستند و دارای فصل رشد طولانی‌تری هستند. ارقام پاییزه در شرایط مساعد

پرمحصول هستند. کلزا در ابتدای دوره‌ی رشد از رشد روزت برخوردار است و این امر از سرمازدگی آن در پاییز و زمستان جلوگیری می‌کند. مقاومت کلزا در برابر سرما در مرحله ۸-۱۰ برگی روزت به حداکثر می‌رسد. در این مرحله، اگر مزرعه پوشش برف داشته باشد، دمای تا ۲۰- و در نبود پوشش برف تا دمای ۱۵- درجه سانتی‌گراد را به مدت کوتاهی تحمل می‌کند. دارا بودن تیپ‌های بهاره، پاییزه و حد واسط امکان کشت این گیاه را در شرایط اقلیمی مختلف فراهم می‌سازد (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷).

۲-۷-۱- ریشه

کلزا دارای ریشه اصلی و عمودی و غالباً بلند و به شکل دوک است که در شرایط مناسب تا عمق ۸۰ سانتی‌متری خاک و حتی بیشتر نیز نفوذ می‌کند. رشد سریع ریشه شامل گسترش عمودی راست ریشه، رشد جانبی ریشه‌های ثانویه و سپس جمع شدن ذخایر غذایی به خصوص در سمت راست ریشه است. همچنین، ریشه‌های جانبی متعددی در قسمت بالای ریشه اصلی ایجاد می‌شود که قادر به عبور از طبقات غیرقابل نفوذ خاک نیستند و اهمیت کمتری دارند (شکل ۲-۲). وجود سیستم ریشه‌ای مستقیم و توسعه یافته در کلزا، موجب مقاومت به خشکی در این گیاه گشته است. ریشه‌ی کلزا در مقابل هر نوع مانع موجود در خاک نظیر سنگ و فشردگی حساس است و اغلب در چنین شرایطی حالت چنگالی پیدا می‌کند و نفوذ آن در خاک کاهش می‌یابد. در شرایط خشکی، سیستم ثانویه ریشه به شکل ریشه‌های کوتاه غده‌ای درمی‌آیند و تنها پس از فراهم شدن رطوبت به طور طبیعی طویل می‌شوند (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷).



شکل ۲-۲. ریشه گیاه کلزا

۲-۷-۲- ساقه

کلزا دارای یک ساقه اصلی، تقریباً مدور و توپر است که از آن شاخه‌های فرعی زیادی منشعب می‌شوند. با افزایش تعداد ساقه در یک بوته، از قطر آن کاسته می‌شود. پس از به گل نشستن ساقه‌ی اصلی، رشد ساقه‌ی فرعی آغاز و تعداد زیادی شاخه فرعی از آن منشعب می‌شود (شکل ۲-۳).

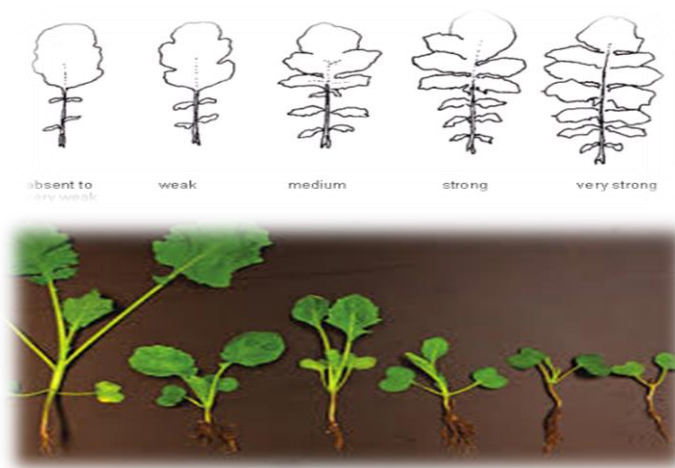


شکل ۲-۳. ساقه گیاه کلزا.

تشکیل ساقه‌های فرعی علاوه بر نوع ژنوتیپ، به تراکم بوته‌ها و وجود مواد غذایی کافی در خاک نیز بستگی دارد. در مرحله‌ی روزت، ساقه کوتاه بوده و با میانگره‌های فشرده دیده می‌شود. پس از پایان زمستان، ابتدا ساقه‌ی اصلی طولی می‌شود و پس از به گل نشستن ساقه‌ی اصلی، شاخه‌های فرعی نیز شروع به طولی شدن می‌کنند. شاخه‌های جانبی در قسمت میانی و بالایی ساقه‌ی اصلی تشکیل می‌شوند و از ساقه‌ی اصلی، ۸-۱۰ شاخه جانبی منشعب می‌شود. وقتی ساقه‌ی اصلی شروع به رشد می‌کند، شاخه‌ها در محل اتصال برگ‌های فوقانی با ساقه، جوانه می‌زنند و هر شاخه به یک گل آذین ختم می‌شود. ارتفاع بوته در ارقام مختلف بین ۵۰ تا ۲۰۰ سانتی‌متر متغیر است، ولی معمولاً بین ۸۰ تا ۱۵۰ سانتی‌متر در نوسان است (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷).

۲-۷-۳ برگ

برگ‌های کلزا در مراحل اولیه‌ی رشد و مرحله‌ی روزت، بیضی شکل، متناوب و دارای دم‌برگی با بریدگی‌های عمیق در قاعده‌ی برگ و به رنگ سبز است (شکل ۲-۴)، ولی در مراحل بعدی برگ‌ها نوک تیز می‌شوند و تا حدودی به ساقه می‌چسبند. برگ‌های اصلی به رنگ سبز زیتونی و بدون دم‌برگ هستند. برگ‌های پایینی ساقه کمی کرک دارند، ولی برگ‌های بالایی و میانی فاقد کرک، دم‌برگ و لوپ هستند و لبه آن‌ها ممکن است دندانه‌دار یا صاف باشند (شیرانی‌راد و دهشیری، ۱۳۸۱). تعداد برگ‌ها در ساقه‌ی اصلی در ارقام بهاره در حدود ۱۲-۱۴ عدد و در ارقام پاییزه به بیشتر از ۴۰ عدد می‌رسد (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷). میزان تولید برگ به طول دوره بین آغاز گل‌دهی تا گل‌دار شدن کامل گیاه مربوط می‌شود. بنابراین، زمان کاشت تأثیر زیادی بر آن خواهد داشت (شیرانی‌راد و دهشیری، ۱۳۸۱). ریزش برگ به دلیل برخی عوامل از جمله آفات در نواحی گرمسیری شایع است و چنان‌که در ابتدای گل‌دهی رخ دهد تأثیر منفی بیشتری بر عملکرد خواهد گذاشت (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷).



شکل ۲-۴. برگ گیاه کلزا.

۲-۷-۴ گل

گل آذین کلزا، خوشه‌ی بلندی است که در انتهای ساقه‌ی اصلی و شاخه‌ها قرار دارد. شکوفایی گل‌ها از پایین به بالای بوته تداوم می‌یابد. گل‌ها بی‌رنگ، سفید و یا زرد رنگ هستند، بالاترین شاخه‌های فرعی،

کمی پس از ساقه اصلی گل می‌دهد. در کلزا مادگی قبل از شکفتن گل و گرده‌افشانی، آماده باروری می‌شود. گل‌ها بیشتر خودبارور هستند. رنگ زرد گلبرگ‌ها و شهد فراوانی که در گل‌ها تولید می‌شود، از عواملی اساسی جذب زنبورها به مزارع کلزا به حساب می‌آیند (شکل ۲-۵). به نظر می‌رسد که کلیه‌ی حشرات جمع‌آوری کننده‌ی شهد، در صورت نشستن بر روی گل‌های کلزا، موجب انتقال دانه گرده به روی کلاله می‌شوند و در خود گرده‌افشانی یا دگرگرده‌افشانی ایفای نقش می‌کنند. نگهداری زنبور در مزرعه کمک می‌کند تا حداکثر تخمک‌ها تلقیح شوند. به همین جهت عملکرد این گیاه توأم با زنبورداری افزایش می‌یابد. هر گل شامل ۴ کاسبرگ سبز، ۴ گلبرگ رنگین به رنگ پرتقالی تا زرد کم‌رنگ، ۶ پرچم و یک مادگی دو برچه‌ای است. ۴ عدد از پرچم‌ها بلند و ۲ عدد از آن‌ها کوتاه است. طول دوره‌ی گل‌دهی بین ۲۴ تا ۳۰ روز است. در یک بوته در حدود ۴۰۰۰ جوانه‌ی گل تولید می‌شود که با توجه به ژنوتیپ، شرایط محیطی و تراکم، فقط ۱۰-۲۰ درصد آن‌ها به گل تبدیل می‌شوند. دمای بحرانی برای گل‌دهی حدود ۱۰ درجه‌ی سانتی‌گراد است. گل‌هایی که در شانزده روز نخست شکفته و بارور می‌شوند، در عملکرد دانه نقش اساسی دارند، ولی گل‌هایی که دیرتر از موعد شکوفا می‌شوند دانه بندی در آن‌ها کاهش می‌یابد (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷).



شکل ۲-۵. نمای گل و گل‌آذین گیاه کلزا.

۲-۷-۵- میوه

میوه‌ی کلزا که خورجین نامیده می‌شود، به طول ۱۰-۳ سانتی‌متر و دو برچه‌ای است. پرچم‌ها به وسیله‌ی دیواره‌ی میانی از یکدیگر جدا می‌شوند و دانه‌ها بر روی برچه‌ها قرار دارند (شکل ۲-۶). تعداد دانه‌ها در خورجین، بین ۴۰-۱۵ عدد است. خورجین‌ها پس از رسیدن از قسمت پایین باز می‌شوند و دانه‌ها می‌ریزند. با اصلاح ژنوتیپ‌های مقاوم به ریزش تا حد زیادی از این خسارت جلوگیری شده است. طول خورجین در ارقام مختلف یکسان نیست (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷).



شکل ۲-۶. خورجین گیاه کلزا.

۲-۷-۶- دانه

دانه‌ی کلزا کروی شکل و به رنگ قهوه‌ای تیره تا سیاه است. دانه‌ها هر قدر نارس‌تر باشند، روشن‌تر خواهند بود. پوشش بذر اغلب زبر و ناصاف است. پوسته دانه ۱۲-۲۰ درصد و به طور میانگین حدود ۱۶ درصد وزن دانه را تشکیل می‌دهد. دانه کلزا حاوی ۴۵-۱۰ درصد پروتئین و ۵۰-۳۰ درصد روغن است. روغن با ارزش‌ترین بخش دانه است که دارای مصارف خوراکی و صنعتی است. در موقع جوانه‌زنی بذر، روغن منبع اصلی انرژی و کربن به شمار می‌آید. تجمع روغن از یک منحنی سیگموئیدی تبعیت می‌کند. نخستین قطره‌های روغن ذخیره شده حدود ۱۸ روز بعد از گرده افشانی قابل تشخیص است. اندازه و تعداد این قطره‌ها در فاصله‌ی ۲۰ تا ۳۰ روز بعد از گرده افشانی افزایش پیدا می‌کند. مقدار روغن در زمان رسیدگی فیزیولوژیک

به سطح ثابتی می‌رسد و تا زمان رسیدگی بذر نوسان اندکی دارد. دانه‌ی کلزای پاییزه، بزرگ‌تر از کلزای بهاره است. وزن هزاردانه‌ی کلزای پاییزه بین ۴-۶ گرم و وزن هزاردانه‌ی کلزای بهاره ۳-۴/۵ گرم است (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷).

۲-۸- نیازهای اکولوژیکی کلزا

کلزا سازگاری مناسبی با شرایط آب‌وهوایی معتدل و مرطوب دارد. روز بلندی در کلزا باعث ساقه رفتن و نیز کوتاه شدن دوره‌ی رشد می‌شود. با کم شدن طول روز در پاییز، کلزا در مرحله‌ی روزت باقی می‌ماند. طیف سازگاری اقلیمی کلزا نسبتاً وسیع است و از عرض جغرافیایی نزدیک به ۴۰ درجه‌ی جنوبی (در قاره استرالیا) تا بیش از ۶۰ درجه‌ی شمالی (در نروژ و کانادا) مورد کشت و کار قرار می‌گیرد. در ایران می‌تواند تا ارتفاع کمتر از ۲۵۰۰ متر از سطح دریا (بسته به عرض جغرافیایی) تولید گردد (خواجه‌پور، ۱۳۸۳). در بهار با تابش بیشتر نور، ساقه رفتن و گل‌دهی گیاه بهتر خواهد بود. دامنه‌ی فتوپریود برای کلزا بسیار گسترده است. به طوری که در دامنه ۱۰ تا ۲۴ ساعت روشنایی قادر به رشد و نمو می‌باشد. نیاز حرارتی کلزا برای جوانه‌زنی همانند غلات سردسیری در محدوده ۲ تا ۴ درجه‌ی سانتی‌گراد قرار دارد. دمای مناسب برای بهاره شدن ۱ تا ۴ درجه‌ی سانتی‌گراد بوده که انجام آن ۲۰ تا ۶۰ روز به درازا می‌کشد. ارقام بهاره‌ی کلزا در برابر سرمای دیررس، حساس‌تر هستند. حداکثر مقاومت کلزا به منظور زمستان‌گذرانی در مرحله‌ی ۸-۱۰ برگی حاصل می‌شود. از این رو فصل کاشت کلزا در مناطق مختلف از اهمیت ویژه‌ای برخوردار می‌باشد. کلزا در مراحل حساس مثل مرحله جوانه‌زنی، ساقه‌دهی، گل‌دهی به خصوص در زمین‌های سبک با تأمین آب بهتر، محصول بیشتری تولید می‌کند. همچنین طول دوره‌ی رسیدن محصول را کوتاه‌تر کرده و سنتز چربی نیز ناقص می‌شود. کمبود آب در زمان کشت کلزا معمولاً باعث تعویق جوانه‌زنی و در نتیجه تغییراتی در مراحل مختلف رشد و نمو می‌شود (گوپتا، ۲۰۰۷). تحقیقات نشان می‌دهد که گیاه کلزا، رشد و نمو کامل را در خاکی با میزان رطوبت در حدود ۱۷۰ میلی‌متر دارد. اگر میزان رطوبت خاک به ۲۵۰ میلی‌متر برسد،

گیاه کلزا از زمان کاشت تا زمان گل‌دهی کامل به هیچ آبیاری احتیاج ندارد. با توجه به ریشه عمیق کلزا، این دانه‌ی روغنی به خاک‌های عمیق با رطوبت خوب، غنی از آهک و مواد غذایی نیاز دارد. کلزا در گستره‌ی وسیعی از خاک‌های رسی نسبتاً سنگین تا خاک‌های شنی سبک کشت می‌شود. زمین‌هایی که پس از باران سله می‌بندند برای این گیاه مناسب نیستند، زیرا بذر آن کوچک است و گیاهچه‌های حاصل نمی‌توانند از چنین خاک‌هایی خارج شوند. از ویژگی‌های عمده خاک مناسب برای کلزا آن است که آب به سهولت از آن عبور کند، خاک مناسب کاشت گیاه کلزا باید دارای ساختمان خوب، زهکشی مناسب، دارای قابلیت نگهداری رطوبت و عمیق باشد. pH مناسب خاک در حدود ۶/۵ تا ۷/۵ بوده که در این محدوده، عناصر به سهولت توسط گیاهان جذب می‌شوند. یکی از ویژگی‌های مهم کلزا، تحمل در برابر شوری است. کلزا خاک‌هایی را که دارای هدایت الکتریکی ۴ تا ۸ دسی زیمنس بر متر باشد، تحمل می‌نماید (گوپتا، ۲۰۰۷).

۲-۹- مراحل رشد و نمو کلزا

مدت زمان هر مرحله رشد تحت تأثیر دما، رطوبت، نور و مواد غذایی قرار می‌گیرد. مراحل رشد و نمو کلزا به صورت زیر تقسیم بندی می‌شوند (شکل ۲-۷):

۲-۹-۱- مرحله‌ی سبز شدن یا جوانه‌زنی

دمای مناسب برای جوانه‌زنی و سبز شدن بذر ۲۵ درجه‌ی سانتی‌گراد است. اگر دما ۱۶ تا ۲۰ درجه‌ی سانتی‌گراد باشد، سبز شدن در طول ۳ تا ۵ روز پس از کاشت صورت می‌گیرد. در دمای ۱۲ درجه‌ی سانتی‌گراد به ۷ تا ۸ روز، در ۸ درجه‌ی سانتی‌گراد بیشتر از ۱۰ روز و در دماهای زیر ۵ درجه‌ی سانتی‌گراد به بیشتر از ۲۰ روز زمان برای سبز شدن نیاز دارد (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷). درجه حرارت پایه برای این گیاه معمولاً ۵ درجه‌ی سانتی‌گراد می‌باشد. البته این گیاه قادر است برای دوره‌های کوتاه، دمای ۴۰ درجه‌ی سانتی‌گراد را نیز تحمل کند.

۲-۹-۲- تشکیل آغازهای برگ و گل

نقطه‌ی رویش یا نوک ساقه‌ی گیاه در قالب آرایش مارپیچی یا فیلولتاکسی با زاویه‌ای در حدود ۱۳۰ درجه در بین برگ‌ها، آغازهای برگ را تولید می‌کند. ارقام پاییزه قبل از وقوع آغازش گل آذین، در کاشت دیر هنگام حدود ۱۲ برگ و در کاشت زود هنگام حدود ۳۰ برگ تولید می‌کنند. اگر کلزا در وضعیت مناسب روزت با ساقه‌ی کوتاه زمستان‌گذرانی کند، می‌تواند سرما را بدون پوشش برف تا ۱۵ درجه زیر صفر و با پوشش برف تا ۲۰ درجه زیر صفر به مدت کوتاهی تحمل کند.

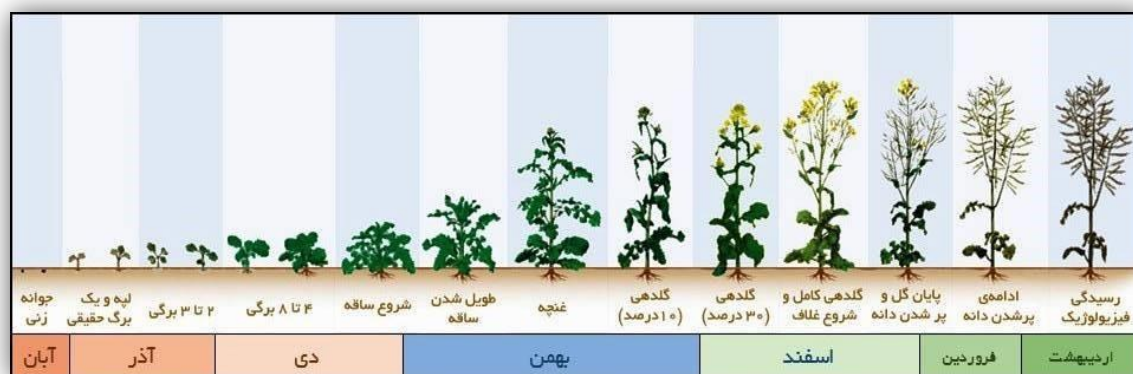
۲-۹-۳- مرحله‌ی طویل شدن ساقه، گل‌دهی و گرده افشانی

طول دوره‌ی طویل شدن ساقه از آغازش گل آذین تا گل‌دهی ممکن است از نظر عملکرد نهایی مهم‌تر از دوره قبل تا آغازش باشد. در مرحله‌ی طویل شدن ساقه (خروج از رشد روزت)، به احتمال زیاد الگوی تخصیص مواد فتوسنتزی تحت تأثیر عوامل هورمونی تغییر می‌کند. برخی معتقدند که طول این دوره-ها را می‌توان با استفاده از فتوپریود تغییر داد و یک دوره‌ی طولانی‌تری را برای طویل‌تر شدن ساقه‌ای با تولید خورجین بیشتر و گل آذین بزرگ‌تر ایجاد کرد (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷). گیاه کلزا برای توسعه و گسترش خورجین‌ها به حرارت‌های ۵ الی ۲۰ درجه‌ی سانتی‌گراد نیاز داشته و درجه حرارت‌های بالا روی تعداد خورجین تأثیر منفی و در زمان رسیدن دانه، میزان چربی کاهش و میزان پروتئین افزایش می‌یابد.

۲-۹-۴- رشد خورجین و دانه

طی چند روز بعد از گرده‌افشانی، رشد سریع خورجین از نظر طولی و وزنی آغاز می‌شود. به هنگام آغاز رشد سریع خورجین، تجمع وزن خشک ساقه و شاخه‌ها به حداکثر خود نزدیک می‌شود. در این هنگام شاخص سطح برگ نیز در حال کاهش سریع خواهد بود بدین ترتیب یک توالی مشخص رشد وجود دارد که در آن رشد برگ، رشد ساقه، رشد دیواره‌ی خورجین و سرانجام رشد دانه دنبال می‌شود. میزان روغن کلزا تا

۴۰ روز پس از گرده‌افشانی سیر صعودی دارد و پس از آن با تغییر جزئی و نامحسوس در یک میزان ثابت باقی می‌ماند (سیدشریفی و خلیل‌زاده، ۱۳۹۷).



شکل ۲-۷. مراحل رشد گیاه کلزا.

۲-۱۰- ارقام کلزا

ژنوتیپ‌های کلزا را می‌توان بر اساس مقدار اسیدهای اروسیک و اولئیک در روغن و مقدار گلوکوزینولات در کنجاله گروه‌بندی نمود. در یک گروه‌بندی قدیمی، ژنوتیپ‌های کلزا را در چهار گروه قرار داده‌اند:

الف) کلزاهای سنتی^۱ که هنوز هم تولید می‌شوند و حاوی ۲۲-۶۰ درصد اسیداروسیک در روغن و ۱۰۰-

۲۰۵ میکرومول گلیکوزینولات در هر گرم کنجاله هستند (high erucic acid rapeseeds).

ب) ارقام یک صفر^۲ که معمولاً واریته‌های کانادایی بوده و حاوی کمتر از ۲-۵ درصد اسیداروسیک در روغن

و ۱۰۰-۲۰۵ میکرومول گلیکوزینولات در هر گرم کنجاله هستند. روغن این گروه کاربرد صنعتی دارد (low erucic acid rapeseeds).

1: traditional rapeseeds

2: single zero

ج) ارقام دو صفر:^۱ که نوع تکامل یافته‌ی ارقام یک صفر بوده و حاوی کمتر از ۲ درصد اسیداروسیک در روغن و ۱۸-۳۰ میکرومول گلوکوزینولات در هر گرم کنجاله هستند. در سال ۱۹۷۹ نام عمومی کلزا (Canola) در کانادا برای کلیه‌ی ارقام دو صفر منظور گردید.

د) ارقام سه صفر:^۲ که حاوی حداقل اسیداروسیک می‌باشند (خواجه‌پور، ۱۳۸۳).

از نظر عکس‌العمل نسبت به حرارات و نور ژنوتیپ‌های کلزا به سه گروه تقسیم می‌شوند:

الف) ارقام کلزا با تیپ رشد بهاره: این ارقام به درجه حرارت ۸ تا ۱۲ درجه‌ی سانتی‌گراد و حتی بالاتر نیاز دارند. عموماً این ارقام زودرس‌تر از ارقام زمستانه می‌باشند.

ب) ارقام کلزا با تیپ رشد بینابین: این ارقام به درجه حرارت مابین ارقام زمستانه و بهاره نیاز دارند و عموماً نیمه زودرس هستند.

ج) ارقام کلزا با تیپ رشد پاییزه (زمستانه): این ارقام به درجه حرارت پایین ۰-۵ درجه‌ی سانتی‌گراد به مدت ۲۰ تا ۴۰ روز برای بهاره‌سازی احتیاج داشته و عموماً ارقامی دیررس یا نیمه دیررس می‌باشند. ارقام پاییزه کلزا دارای عملکرد بالاتری نسبت به ارقام بهاره می‌باشند (عاشوری، ۱۳۸۰). همچنین بیشتر ارقام تجاری کلزا که در جهان توسعه یافته‌اند ارقام آزاد گرده‌افشان می‌باشند، هر چند اخیراً توسعه ارقام هیبرید کلزا از اولویت‌ها محسوب می‌شود (مقدم و پورداد، ۲۰۱۱).

۲-۱۱- تاریخ کاشت و تأثیر آن بر شاخص‌های فنولوژی

تاریخ کاشت مهمترین عامل سازگاری با تنوع اقلیمی در زراعت است که نسبت به سایر عوامل زراعی، بیشترین تأثیر را بر خصوصیات فنولوژیک گیاه زراعی می‌گذارد. انتخاب تاریخ کاشت مناسب در کلزا جهت دستیابی به بیشترین عملکرد دانه، از عوامل بسیار مهم محسوب می‌شود (گونسکرا، ۲۰۰۶). هدف از

3: double ziro

4: triple ziro

تاریخ کاشت، پیدا نمودن بهترین زمان کاشت ژنوتیپ یا گروهی از ارقام است به گونه‌ای که مجموعه عوامل محیطی حادث در آن زمان برای سبز شدن، استقرار و بقای گیاهچه مناسب بوده و در هر مرحله از رشد گیاه از شرایط مطلوب برخوردار باشند (خواجه‌پور، ۲۰۰۱). اهمیت دمای کم (سرما و یخبندان) به عنوان یکی از مخرب‌ترین بلایای طبیعی که قادر به نابودی محصولات زراعی در مدت زمان کوتاهی می‌باشد، از مدت‌ها پیش شناخته شده و مورد بررسی و مطالعه قرار گرفته است (ایران‌نژاد و شهبازیان، ۱۳۸۳). در بیش از ۹۳ درصد از اراضی دنیا احتمال وقوع سرما وجود دارد و ۸۱ درصد از این مناطق در معرض یخبندان قرار دارند. بنابراین، در اغلب مناطق معتدل کره‌ی زمین، رشدونمو گیاهان تحت تأثیر سرما قرار می‌گیرد (نظامی و همکاران، ۱۳۸۶).

کلزا محصول مناطق معتدل و معتدل ساحلی است که به تاریخ کاشت حساسیت بسیار زیادی دارد، از این رو تعیین مناسب‌ترین تاریخ کاشت برای کلزا در هر منطقه از اهمیت بسیار بالایی در توسعه کشت این گیاه در کشور برخوردار است (رودی و همکاران، ۱۳۸۲). زمان کاشت مناسب با فراهم کردن میزان رشد لازم بوته‌های کلزا و کاهش آسیب‌پذیری آن‌ها در برابر سرما باعث افزایش معنی‌دار عملکرد دانه می‌گردد (پاسبان‌اسلام، ۲۰۱۱). در چند سال اخیر خسارت سرما و یخبندان در مزارع کلزای پاییزه روندی صعودی داشته است. یکی از دلایل اصلی این پدیده تغییر اقلیم جهانی است که اثرات آن به شکل تظاهرات نامتعارف اقلیمی در ایران نیز نمود پیدا کرده است. بنابراین ایجاد راهکارهایی برای تحمل به تنش سرما در ارقام پاییزه کلزا، برای موفقیت در تولید محصول حائز اهمیت است. محققان زیادی اظهار داشتند که تأخیر در کاشت کلزا سبب کاهش عملکرد و اجزای عملکرد دانه، درصد روغن و نیز کاهش تعداد روز تا شروع گل‌دهی و تعداد روز تا رسیدن می‌شود (کازرانی و احمدی، ۱۳۸۳). معرفی ارقام و هیبریدهای کلزا در جایگاه جدید کشت (کشت زمستانه) و انتخاب ارقام و هیبریدهایی که پایداری عملکرد بالاتری در این جایگاه دارند، تأثیر بسزایی در توسعه کشت کلزا در کشور به ویژه در مناطقی که برداشت زراعت‌های بهاره دیر صورت می‌گیرد، خواهند داشت. همچنین جهت توسعه پایداری کشت کلزا همراه با افزایش تولید در واحد سطح باید به عامل

اساسی محدودیت زمانی کشت توجه ویژه داشت تا بتوان با ارائه راهکارهای مناسب نظیر انتخاب ارقام و هیبریدها با واکنش مطلوب در تاریخ‌های کاشت مختلف، از قید و بند محدود شدن به یک محدوده زمانی ۱۵-۲۰ روزه در مناطق معتدل سرد برای کشت کلزا رهایی پیدا نمود. لذا با گزینش ارقامی که در تاریخ‌های مختلف کاشت، عملکرد اقتصادی قابل قبولی را تولید می‌نمایند، می‌توان سطح زیر کشت این گیاه را در مناطق سرد و معتدل سرد تا ۵۰ هزار هکتار افزایش داد. اصلاح ارقام جدید، سازگاری این گیاه به منطقه سرد نیز گسترش یافته است. بذور کلزا باید شش هفته قبل از شروع اولین یخبندان منطقه کشت شوند. تعجیل زیاد در کاشت سبب جذب مقادیر زیاد آب و مواد غذایی در طول پاییز و در نتیجه رشد زیاد بوته‌ها می‌شود که این امر قدرت بقای گیاه در زمستان را کاهش می‌دهد. از طرف دیگر کاشت با تأخیر نیز باعث کوچک ماندن گیاه و عدم ذخیره کافی مواد غذایی و افزایش خطر سرمازدگی می‌شود (جاویدفر و همکاران، ۲۰۰۱).

یکی از مهمترین دلایل تأخیر در کاشت گیاه کلزا در اغلب مناطق، همزمانی آماده سازی بستر کاشت و تأمین رطوبت مناسب برای کاشت گیاه کلزا با مرحله برداشت بسیاری از گیاهان بهاره در انتهای تابستان و اوایل پاییز می‌باشد. در صورتی که به هر دلیلی کاشت دیرتر از تاریخ مناسب انجام گیرد و قبل از شروع سرمای زمستان نتواند به مرحله ۸ برگی راه یابد، از گزند سرمای زمستان آسیب خواهد دید و بوته‌های سبز شده، فرصت کافی برای رشد در طی دوره قبل از یخبندان را نخواهند داشت و رشد کم بوته‌ها باعث خسارت سرما به مزرعه در طی این دوره می‌شود و در صورت زنده ماندن بوته‌ها نیز، عملکرد دانه به شدت افت می‌کند. بنابراین بیشترین مقاومت کلزا به منظور زمستان‌گذرانی در مرحله روزت حاصل می‌شود. تاریخ کاشت‌های دیر هنگام به علت کوتاهی دوره رشد در پیش از آغاز فصل زمستان امکان رسیدن به حد مطلوب (۶ تا ۸ برگی) را به بوته‌ها نداده و در نتیجه مزرعه زمستان‌گذرانی موفق نخواهد داشت. در کشت دیر هنگام، رقابت میان گیاهان اندک است و کل ماده خشک تجمعی با تراکم گیاهی در زمان سبز شدن ارتباط دارد. گذشته از آن گیاهان دچار ضعف نسبت به سرما شده و این منتهی به کاهش بنیه آن‌ها به

حداقل مقدار خود می‌شود. در صورت بروز سرماهای شدید، برگ‌های بزرگ‌تر از بین می‌روند، ولی طوقه‌ی گیاه سالم می‌ماند و رشد توسط برگ‌های جوان و یا از طریق مریستم طوقه انجام می‌شود. همچنین تولید ریشه‌های جدید توسط رشد مجدد مریستم‌های جانبی ریشه انجام می‌گیرد. تأخیر در کاشت در نواحی اقلیمی با زمستان کمی سرد تا سرد سبب افزایش غیریکنواختی سبز شدن و ضرورت مصرف مقدار بیشتری بذر می‌گردد. همچنین تأخیر در کاشت موجب تسریع نمو در اثر برخورد دوران به ساقه رفتن و رشد زایشی با دماهای بالای موجود در اواسط بهار تا اوایل تابستان شده و نیز فرصت کمبود زمان برای رشد رویشی و همچنین بر روی پرشدن دانه، نقصان اجزاء عملکرد و در نهایت کاهش عملکرد دانه می‌گردد. کلزا در گروه گیاهان سرمادوست قرار دارد و بیشتر در فصول سرد سال کشت می‌شود. مناسب‌ترین دما برای رشد این گیاه، دماهای بین ۱۲ الی ۳۰ درجه‌ی سانتی‌گراد می‌باشد. درجه حرارت اپتیمم برای حداکثر میزان رشد و نمو به وسیله محققان کانادایی، ۲۱ درجه‌ی سانتی‌گراد تخمین زده شده است. کاشت کلزا در اولین تاریخ کشت ممکن، می‌تواند گیاه را در مواجهه با سرما مقاوم نماید، پس از آن گیاه می‌تواند به واسطه تجمع مواد محلول بیشتر در شیرهی سلولی خود و افزایش لیپیدها و فسفولیپیدها در غشاء سلولی، دماهای پائین‌تری را تحمل کند؛ این پیش‌سازگاری^۱ برای تمام ارقام پاییزه‌ی کلزا ضرورت دارد. ارقام، تفاوت‌های زیادی در این خصوص نشان می‌دهند و این خود دلیلی برای برتری نسبی ارقام مختلف در تاریخ‌های کشت متفاوت است. تحقیقات نشان داده است که بین ظرفیت فتوسنتزی گیاه و توان مقابله با درجه حرارت‌های پایین رابطه نزدیکی وجود دارد.

هر عاملی که قبل از بروز یخبندان بتواند رشد سریع و حجم رویشی بیشتری ایجاد کند، مقاومت به سرمای گیاه را افزایش خواهد داد (مانند اثر تاریخ کاشت، تراکم بوته، وزن خشک گیاه و ..)، دلیل اصلی این موضوع آن است که در گیاهان پیش‌سازگاری نشده^۲، سرعت فتوسنتز در دوران سازگاری به سرما کاهش

^۱. Pre-hardening
^۲. Unpre-hardening

می‌یابد و از این رو محدودیتی در تأمین انرژی لازم برای سازگاری به وجود خواهد آمد، بنابراین توان مقابله ارقام با یخبندان متفاوت می‌باشد. شدت خسارت سرما و یخ‌زدگی بستگی به شرایط رطوبتی خاک، سرعت آب شدن یخ، مرحله‌ی رشد گیاه و میزان پیش سازگاری به سرما دارد. عقیم شدن برخی از گل‌ها که در زمان وقوع یخبندان باز بوده‌اند، محرز است. خورجین‌ها نیز ممکن است تغییر رنگ و چروکیدگی نشان دهند، ولی خورجین‌های قسمت‌های تحتانی گیاه و غنچه‌های باز نشده به رشد طبیعی خود ادامه خواهند داد. خطرناک‌ترین حالت آن است که یخبندان و سرمازدگی بعد از اتمام گل‌دهی اتفاق بیافتد. در چنین وضعیتی عملکرد به طور معنی‌داری کاهش یافته و ارزش بذری نیز نزول می‌کند. بذره‌ای مبتلا به سرمازدگی چروکیده شده و رنگ سبز خواهند داشت. علاوه بر تغییر اقلیم، دلیل دیگری که بر وسعت آسیب‌های ناشی از سرمازدگی در سرتاسر دنیا می‌افزاید، رشته‌ی ژنتیکی دارد.

در طی ۲۰-۱۵ سال گذشته ارقام دو صفر کلزای پاییزه جایگزین انواع HEAR^۱ و ارقام دارای میزان گلوکوزینولات (یک صفر) بالا شده‌اند. از طریق تلاقی ارقام بهاره کلزا و یا حتی اصلاح ارقام زمستانه امکان کاهش میزان گلوکوزینولات وجود دارد و می‌تواند بر مقاوم شدن به سرما و نیاز بهاره‌سازی گیاه تأثیرگذار باشد، به این مفهوم که با وارد شدن پایه‌های بهاره در اصلاح ارقام دو صفر کلزا، نیاز بهاره‌سازی این ارقام به مقدار زیادی کاهش یافت. این ارقام تا کامل شدن نیاز بهاره‌سازی خود (که خیلی زود اتفاق می‌افتد) مقاومت بسیار زیادی به سرما و یخبندان نشان می‌دهند، ولی پس از آن قدرت تحمل آن‌ها روندی نزولی در پی می‌گیرد. در زمان جوانه‌زنی و نمو برگ‌های اولیه و به دنبال آن مراحل بعدی رشد، گیاه کلزا تحت تأثیر دمای پایین قرار می‌گیرد؛ شاید علت این باشد که گیاه قادر به ترمیم سریع آسیب‌ها در مراحل رشد رویشی نبوده و عموماً گیاهچه‌ها نسبت به گیاهان بالغ، بسیار به سرمازدگی حساس‌تر هستند. ریشه‌ها، ریزوم‌ها و غده‌ها نسبت به اندام‌های هوایی (ساقه) به سرمازدگی حساس‌تر هستند (شیرانی‌راد و همکاران، ۱۳۹۲). میزان عملکرد دانه، روغن و ترکیب اسیدهای چرب متأثر از عامل‌هایی نظیر نوع ژنوتیپ، آب و هوا، مورفولوژی،

1. High Erucic Acid Rapeseeds

فیزیولوژی و مدیریت در طول داشت گیاه (تراکم، آبیاری، زمان کاشت و کوددهی) است (بایدر، ۲۰۰۰؛ ارسال، ۲۰۰۷).

کاشت دیر هنگام باعث کاهش ارتفاع بوته گردید (رضادوست و رشدی، ۲۰۰۲). نورتون و بیلبرو (۱۹۹۱) و کیلر و مورگان (۱۹۸۸) گزارش نمودند تأخیر در زمان کاشت و کوتاه بودن دوره‌ی رشد موجب شد گیاه فرصت زمانی کافی برای ذخیره کردن مواد غذایی پیدا نکند، در نتیجه ارتفاع بوته کاهش یابد؛ بالعکس، تاریخ کاشت‌های زود، باعث رشد رویشی بیشتر و تشکیل بوته‌های بزرگ شد و در نتیجه مرحله‌ی آغازش گل آذین زودتر صورت گرفت. پاسبان اسلام (۲۰۰۸) نشان داد، با تأخیر در تاریخ کاشت از ۱۶ شهریور به ۵ مهر ماه، از قطر ساقه کاسته شد. اثر معنی‌دار تاریخ کاشت، ژنوتیپ و اثرات متقابل آن‌ها بر تعداد شاخه در بوته در آزمایش میرزایی و همکاران (۱۳۸۹) گزارش شده است که از نظر آن‌ها علت کاهش تعداد شاخه در بوته، کاهش طول دوره‌ی رشد و کاهش تغذیه‌ی مناسب بود. رضادوست و رشدی (۲۰۰۲) اظهار نموده‌اند، تعداد شاخه‌های فرعی در تاریخ کاشت دیر هنگام کاهش داشته است. در زراعت‌های زود کاشت و پاییزه کلزا، تعداد زیادی خورجین تولید می‌شود که رقابت بین آن‌ها شدید است و سبب ریزش خورجین و بذر خواهد شد. در این موارد معمولاً شانس بقای خورجین و دانه در قسمت فوقانی شاخه‌ی اصلی و شاخه‌های فرعی بیشتر است که ناشی از جذب بهتر تشعشع خورشید می‌باشد (نورتون و بیلبرو، ۱۹۹۱). روبرتسون و همکاران (۲۰۰۴) در بررسی خود نشان دادند که تأخیر در کاشت باعث کوتاه شدن طول دوره‌ی کاشت تا گل‌دهی و رسیدگی می‌شود، به طوری که کاهش عملکرد ناشی از تأخیر در کاشت در اثر کاهش بیوماس در زمان رسیدگی است. مطالعات چن و همکاران (۲۰۰۵) نشان داد که کشت زودتر کلزا سبب فرار گیاه از تنش خشکی و حرارت در مراحل بحرانی رشد گیاه شده و در نتیجه سبب افزایش ماده خشک اندام هوایی و عملکرد دانه گردید. بنابر نتایج تحقیق فرجی و همکاران (۲۰۰۹) مشخص شد که تأخیر در کاشت، سبب کاهش عملکرد ارقام کلزا می‌گردد. لون و همکاران (۲۰۰۱) در بررسی تاریخ‌های کاشت (اول و آخر سپتامبر) طی چهار سال آزمایش در لندن گزارش نمودند که در تاریخ کاشت‌های دیرتر پاییزه، سرما از

طریق کاهش حجم مطلوب کانوپی باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود. اوزر (۲۰۰۳) علت کاهش عملکرد دانه با تأخیر در کاشت را کاهش تعداد خورجین در گیاه گزارش نمود. تأخیر در کاشت با کاهش طول دوره‌ی رویشی، نامناسب شدن شرایط دما طی دوران گل‌دهی، تلقیح و تشکیل خورجین موجب کاهش طول دوره‌ی رسیدگی، تعداد خورجین در بوته، تعداد و وزن دانه و نهایتاً کاهش عملکرد می‌گردد (رهنما و بخشنده، ۲۰۰۵). رابی و همکاران (۲۰۰۳) با بررسی اثر تاریخ‌های کاشت ۱۰ مهر، ۲۵ مهر، ۱۵ آبان و ۳۰ آبان نشان دادند که بین تاریخ‌های کاشت از نظر عملکرد دانه، عملکرد زیستی، شاخص برداشت، ارتفاع بوته، وزن هزار دانه، تعداد خورجین در بوته، درصد روغن و عملکرد روغن اختلاف آماری معنی‌داری وجود دارد و در تاریخ کاشت ۲۵ مهر تمامی صفات مورد مطالعه از برتری قابل ملاحظه‌ای برخوردار بودند و تأخیر در کاشت سبب کاهش معنی‌دار عملکرد دانه و سایر صفات زراعی کلزا گردید.

عملکرد دانه همبستگی مثبت با کل نزولات و همبستگی منفی با افزایش درجه حرارت در ماه‌های آخر دوره‌ی رشد کلزا دارد. همچنین کاشت دیر هنگام باعث کاهش تعداد دانه در بوته، تعداد خورجین در گیاه، وزن هزار دانه، تعداد شاخه فرعی، عملکرد دانه، ارتفاع بوته، شاخص برداشت و درصد روغن گردیده است (رضادوست و رشدی، ۲۰۰۲). یانیو و همکاران (۱۹۹۱) نشان دادند که افزایش حرارت در مرحله‌ی آخر رشد کلزا تعداد دانه در بوته، وزن هزار دانه و طول مدت رسیدن را در ارقام دارای مقدار کم اروسیک‌اسید کاهش می‌دهد. مقدم و پورداد (۲۰۱۱) با بررسی تحمل ۱۵ ژنوتیپ کلزا در برابر یخبندان زود هنگام در شرایط آزمایشگاهی اختلاف معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها مشاهده کردند. نتایج حاصل از آزمایش بر روی ژنوتیپ‌های کلزا حاکی از آن است که تنش سرما اثر معنی‌داری بر روی تعداد برگ‌های شاخه‌ی اصلی، طول خورجین و تعداد دانه در بوته نداشت، ولی باعث افت معنی‌دار شاخص برداشت، عملکرد دانه و روغن گردید. شیرانی‌راد و همکاران (۲۰۱۴) نیز کاهش طول خورجین، میزان روغن دانه، محتوای نسبی آب برگ، میزان کلروفیل a و b و کل و افزایش مقاومت روزه‌ای، دمای کانوپی، میزان پرولین و گلوکوزینولات دانه را در شرایط کاشت دیر هنگام گزارش نمودند. کشت در پاییز به علت استقرار گیاه، مقاومت به سرما و شروع زودتر

رشد در بهار منجر به افزایش عملکرد دانه و درصد روغن می‌شود (بیاواس و همکاران، ۲۰۱۱؛ اکبری‌نیا و همکاران، ۲۰۰۵). نتایج حاصل از بررسی عملکرد و اسیدهای چرب دانه‌ی ارقام گلرنگ در منطقه‌ی شیروان نشان داد که تاریخ کاشت و ژنوتیپ از مهم‌ترین عوامل موثر بر عملکرد دانه، میزان و کیفیت روغن محسوب می‌شود (قربان‌زاده و همکاران، ۱۳۹۷).

۲-۱۲- تنش

تنش، شرایط فیزیولوژی دگرگون شده‌ای است که به واسطه‌ی عواملی که منجر به بهم ریختگی تعادل می‌شوند، حاصل می‌گردد و عکس‌العمل به تنش یک تغییر فیزیکی- شیمیایی برانگیخته شده به وسیله‌ی تنش می‌باشد (گاسپار و همکاران، ۲۰۰۲). بنابراین تحمل به تنش عبارتست از ظرفیت گیاه برای زنده ماندن و رشد در زمان وقوع شرایط محیطی نامناسب. بدون شک تغییرات واضحی در رشد و نمو گیاه تحت شرایط تنش ایجاد می‌شود، لیکن میزان تحمل و آسیب ناشی از آن به مرحله‌ی رشد و نمو گیاه بستگی دارد. این فرآیندها سازگاری یا انطباق نامیده شده و از طریق آن گیاه در مقابل تنش خشکی متحمل می‌شود (حکمت‌شعار، ۱۳۷۲).

گیاهان در طبیعت به‌طور مداوم در معرض تنش‌های زنده و غیرزنده قرار دارند. در میان این تنش‌ها، خشکی یکی از نامطلوب‌ترین عوامل رشد و بهره‌وری و تهدید جدی برای تولید محصول پایدار در شرایط آب و هوای درحال تغییر مطرح شده است (آنجوم و همکاران، ۲۰۱۱). تنش‌های محیطی، از عوامل اصلی کاهنده‌ی رشدونمو عملکرد گیاهان زراعی به شمار آمده و همواره امنیت غذایی انسان‌ها را تهدید می‌کنند (سیوامانی و همکاران، ۲۰۰۰؛ جلیل و همکاران، ۲۰۰۷؛ ناکایاما و همکاران، ۲۰۰۷). در واقع تنش‌های مختلف بر گیاهان زراعی در بخش‌های مختلف جهان اتفاق می‌افتد و سبب اختلال در سیستم کشاورزی و نهایتاً تأمین غذا برای بشر می‌گردد. همچنین با برهم زدن شرایط مطلوب، سبب بروز اختلالات متابولیسمی در سلول‌های گیاهی می‌گردند (حیدری‌شریف‌آباد، ۱۳۸۷). در برخی نقاط کوهی زمین به دلیل موقعیت

خاص جغرافیایی، عوامل تنش‌زا در تولید محصولات کشاورزی تأثیر بیشتری دارند. ایران از جمله این کشورهاست که در اکثر نقاط آن تنش‌های غیرزنده نظیر خشکی، شوری، دما، باد و نیز تنش‌های زنده شامل قارچ‌ها، باکتری‌ها، ویروس‌ها و حشرات موجب کاهش عملکرد، از بین رفتن حاصلخیزی خاک و گاهی عدم امکان ادامه‌ی کشاورزی شده است (ایزدخواه و نظامی، ۱۳۸۵). از میان تنش‌های فوق، تنش کم‌آبی از عمده‌ترین خطرات برای تولید موفق محصولات زراعی در ایران و جهان است (ریژسکی و همکاران، ۲۰۰۲؛ بارتلز و سورر، ۲۰۰۴).

۲-۱۳- تنش کم‌آبی (خشکی)

تولید محصولات کشاورزی در سراسر جهان تحت تأثیر شرایط کم‌آبی محیط قرار می‌گیرد. خشکی معمولاً در مناطقی رخ می‌دهد که به صورت پیوسته میزان نزولات کمی را دریافت می‌کنند. کشاورزی و فعالیت‌های مربوط به آن بزرگ‌ترین مصرف کننده‌ی آب در سطح جهان به شمار می‌رود، به طوری که در کشورهای در حال توسعه تقریباً ۹۵ درصد از آب قابل دسترس به این بخش اختصاص داده می‌شود. خشکی در بیشتر موارد در سه سطح عمده شامل: خشکی مربوط به کشاورزی^۱، خشکی مربوط به هواشناسی^۲ و خشکی مربوط به پدیده‌های آب‌شناختی^۳ مورد بررسی قرار می‌گیرد. خشکی هواشناسی به‌عنوان دوره‌ای با بارش کمتر از میانگین منطقه در نظر گرفته می‌شود که در بیشتر موارد با دماهای بالا همراه بوده و منجر به بروز انواع دیگر خشکی می‌گردد. وقوع این نوع از خشکی توأم با تغییرات وسیع الگوی اتمسفری منطقه (از جمله: تغییر در فشار اتمسفری) است. خشکی مربوط به هیدرولوژی هنگامی روی می‌دهد که تأمین آب از منابع موجود در منطقه (نظیر: رودخانه‌ها، سدها، چاه‌ها و دریاچه‌ها) با کاهش چشم‌گیری مواجه شده و کمتر از میانگین طولانی مدت منطقه باشد. خشکی کشاورزی که در واقع تلفیقی از دو نوع خشکی ذکر شده است،

1. Agricultural Drought
2. Meteorological Drought
3. Hydrological Drought

موجب کاهش قابل توجه پتانسیل عملکرد و تولید گیاهان زراعی می‌گردد. هرچند کمبود بارش در نهایت سبب ایجاد خشکی کشاورزی می‌شود، ولی عوامل دیگری مانند: دمای بالا، مدیریت نادرست منابع آبی، چرای بیش از حد و فرسایش نیز در تشدید این نوع از خشکی موثرند. پیش‌بینی می‌شود که در مقیاس جهانی زمین‌هایی که در معرض خشکی‌های شدید قرار دارد، از ۱ تا ۳ درصد کنونی به ۳۰ درصد در سال ۲۰۹۰ خواهد رسید. طبق گزارش‌های بانک جهانی، خشکی گران‌ترین بلای طبیعی موجود است که هر ساله خسارت‌های اقتصادی فراوانی را در مناطقی که از نظر تأمین معیشت وابسته به کشاورزی هستند، ایجاد می‌کند. از این رو می‌توان اظهار داشت که تحقیقات صورت گرفته در زمینه‌ی بهبود مقاومت گیاهان در برابر تنش خشکی و همچنین، یافتن راه‌کارهای مناسب جهت به حداقل رساندن تلفات آب در بخش کشاورزی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (هاشم و همکاران، ۱۳۹۵).

۲-۱۳-۱- انواع تنش خشکی و عکس‌العمل گیاه

۲-۱۳-۱-۱- تنش خشکی متناوب

تنش خشکی متناوب در نتیجه‌ی قطع متناوب بارندگی‌های زمستانه حادث می‌شود. در مناطق گرمسیری و نیمه خشک، گیاه کشت شده در پاییز عمدتاً تحت نزولات زمستانه رشد می‌کند. در این مناطق، چنانچه کاهش شدیدی در بارندگی‌های زمستانه رخ بدهد و دوره‌های متوالی خشکی و رطوبت در طول فصل رشد گیاه ایجاد شود تنش خشکی متناوب بروز می‌کند. در شرایط وقوع تنش خشکی متناوب، بقای گیاه به زمان بارندگی و مرطوب شدن خاک بستگی خواهد داشت. در این شرایط ژنوتیپ‌هایی مناسب هستند که دارای سرعت جذب آب زیاد و کارایی مصرف آب بالا باشند تا بتوانند در دوره‌ی رشد خود با افزایش میزان تعرق، تبخیر رطوبت از خاک را تقلیل دهند (جهانی و فتحی، ۱۳۹۶).

۲-۱۳-۱-۲- تنش خشکی انتهایی

تنش خشکی انتهایی به سبب کاهش رطوبت خاک به وقوع می‌پیوندد. در این نوع تنش خشکی، گیاهان کشت شده در پاییز یا زمستان معمولاً در دوره‌ی رشد رویشی خود تحت تأثیر تنش خشکی متناوب قرار می‌گیرند و در مرحله رشد زایشی با تنش خشکی انتهایی مواجه می‌شوند. در اغلب محیط‌های مدیترانه‌ای، زراعت‌های بهاره به اتکای رطوبت ذخیره شده در خاک صورت گرفته و در طول فصل رویش گیاه، رطوبت خاک به تدریج کاهش می‌یابد، به طوری که معمولاً مراحل انتهایی رشد و نمو گیاه به ویژه مرحله‌ی پر شدن دانه با خشکی شدیدی مواجه می‌شود که به تنش خشکی انتهایی معروف است. شدت خشکی انتهایی نه تنها به میزان رطوبت نفوذ یافته به خاک، از طریق نزولات آسمانی بستگی دارد، بلکه تابع ظرفیت خاک برای ذخیره‌ی رطوبت و همین‌طور نیاز تبخیری اتمسفری می‌باشد. با توجه به کمی احتمال بارندگی در اواخر فصل رشد، تنش خشکی انتهایی را در مقایسه با خشکی متناوب به خوبی می‌توان اندازه‌گیری و پیش‌بینی کرد (جهانی و فتحی، ۱۳۹۶).

۲-۱۳-۲- مکانیسم‌های مقاومت به خشکی در گیاهان

درک مفهوم و ویژگی‌های دخیل در مقاومت گیاهان، یک عامل کلیدی در راستای بهبود توان مقاومتی گیاهان زراعی در برابر تنش خشکی می‌باشد. جنبه‌های مقاومت به خشکی در گیاهان زراعی از نظر فیزیولوژیکی، اصلاحی و مولکولی توسط محققان زیادی مورد بررسی قرار گرفته است. بحث مقاومت به خشکی در گیاهان می‌تواند به سه قسمت اصلی تقسیم گردد:

• تأخیر در خشک‌شدگی: توانایی حفظ آب بافت‌ها و یا تحمل خشکی با حفظ پتانسیل بالای

آب.

• تحمل خشک‌شدگی: قابلیت حفظ کارکردهای اساسی به‌هنگام کمبود آب و یا تحمل خشکی در

پتانسیل‌های پایین آب.

• فرار از خشک‌شدگی: اجتناب از خشکی به‌عنوان مثال از طریق کوتاه کردن طول دوره‌ی

زندگی.

مکانیسم‌های دخیل در مقاومت به خشکی در مناطق جغرافیایی مختلف، متفاوت بوده و به شرایط خاکی و آب و هوایی منطقه بستگی دارد. به عنوان مثال: مقاومت در برابر خشکی‌های شدید (رطوبت نسبی هوا صفر درصد و دمای بالا) که در گیاهان بیابانی دیده می‌شود، از طریق محدود نمودن فرآیندهای متابولیکی گیاه به‌دست می‌آید در حالی‌که بیشتر گیاهان زراعی کشت شده، در رطوبت‌های نسبی کمتر از ۸۵ درصد با مشکلات جدی مواجه می‌گردند. این گیاهان معمولاً به واسطه‌ی ایجاد تأخیر در خشک‌شدگی و یا تحمل خشک‌شدگی در برابر خشکی مقاومت کرده و فعالیت‌های زیستی خود را حفظ می‌نمایند. تأخیر در خشک‌شدگی که از طریق افزایش جذب و یا کاهش از دست دادن آب در محیط‌های خشک ایجاد می‌گردد، نیازمند ایجاد تغییر در خصوصیات ریشه (به عنوان اندام جذب‌کننده‌ی آب) و همچنین برگ‌ها (به‌عنوان عمده‌ترین محل از دست دادن آب) می‌باشد (هاشم و همکاران، ۱۳۹۵)، (جدول ۲-۶).

جدول ۲-۶. مکانیزم مقاومت به خشکی در گیاهان.

فرار از خشکی (اجتناب)	
۱- توسعه سریع مراحل فیزیولوژیکی	۲- شکل‌پذیری از نظر مراحل نمو
تحمل به خشکی با حفظ مقدار زیاد آب (بردباری)	
۱- کاهش تلفات آب	۲- حفظ جذب آب
۱-۱- افزایش مقاومت روزه‌ای و کوتیکولی برگ	۲-۱- افزایش عمق و تراکم ریشه
۲-۱- کاهش جذب تشعشع	۲-۲- افزایش هدایت هیدرولیکی
۳-۱- کاهش سطح برگ	
تحمل به خشکی با شرایط عدم حفظ آب (سازگاری)	
۱- حفظ آماس	۲- تحمل آب‌کشیدگی
۱-۱- تنظیم اسمزی	۲-۱- تحمل پروتوپلاسمی
۲-۱- افزایش قابلیت ارتجاع	۲-۲- خصوصیات دیواره سلولی
۳-۱- کاهش اندازه سلول	

(آسپینال و پالنگ، ۱۹۸۱)

۲-۱۳-۳- تحمل به خشکی

تحمل به محدودیت آبی (خشکی)، به توانایی گیاه برای مقاومت در برابر کمبود آب گفته می‌شود که بر مبنای مقدار و دوام پتانسیل آب پایین در گیاه اندازه‌گیری می‌شود. تحمل به محدودیت آبی، راهکاری است که گیاهان برای تحمل دوره‌های کم‌آبی به کار می‌برند (شارما و کوهاد، ۲۰۰۶). تحمل محدودیت آبی یک خصوصیت پیچیده بوده و سازوکارهای ژنتیکی و فیزیولوژیکی مربوط به آن نیز به خوبی شناخته نشده است. واکنش گیاهان به محدودیت آبی به ماهیت کمبود آب بستگی داشته و می‌تواند به صورت زیر باشد:

۱- راهکارهای تحمل به محدودیت آبی از نقطه نظر فیزیولوژیکی.

۲- راهکارهای تحمل به محدودیت آبی از نقطه نظر بیوشیمیایی (پسرکلی، ۲۰۱۰).

۲-۱۳-۴- راهکارهای تحمل به خشکی از نقطه نظر فیزیولوژیکی

پاسخ کوتاه مدت به محدودیت آب با کاهش حداکثر جذب CO_2 همراه است. از جمله‌ی پاسخ‌های میان مدت به محدودیت آبی، تنظیم اسمزی به وسیله‌ی تجمع نمک‌های آلی و پاسخ بلند مدت به محدودیت آبی شامل الگوهای ژنتیکی است (پسرکلی، ۲۰۱۰). گیاهان به‌وسیله‌ی مکانیسم‌های مختلف، از جمله بستن روزنه‌ها، ضخیم شدن کوتیکول، کاهش سطح تعرق کننده، جلوگیری از کاهش پروتئین و تنظیم اسمزی می‌توانند در برابر محدودیت آب مقاومت کنند. کاهش تعداد و سطح برگ در مراحل اولیه‌ی رشد، عامل بسیار مهم برای مصرف آب در مواقع خشکسالی و کم‌آبی است. تغییر زاویه‌ی برگ، وضعیت قرار گرفتن آن در برابر تابش نور، لوله‌ای شدن و پژمرده شدن، همگی واکنش‌هایی به منظور کاهش بار حرارتی و تلفات آب می‌باشد که نوعی سازش در برابر شرایط نامساعد محیطی محسوب می‌شوند و در تیره‌های گندمیان، کدویان و بقولات دیده می‌شوند (سیدشریفی و همکاران، ۱۳۹۵).

۲-۱۳-۵- راهکارهای تحمل به خشکی از نقطه نظر بیوشیمیایی

تنش خشکی شدید موجب بسته شدن روزنه‌ها و استراتژی گیاه به سمت ذخیره‌ی آب می‌شود. با تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها، گیاهان کاهش آب را توسط کاهش جریان تعرق کنترل می‌کنند، ولی ورود دی‌اکسیدکربن نیز به طور همزمان کاهش می‌یابد. منبع محدود دی‌اکسیدکربن به کلروپلاست منجر به عدم دریافت الکترون می‌شود. در نتیجه، زنجیره‌ی انتقال الکترون کاهش می‌یابد و تولید ROS افزایش می‌یابد. محدودیت تثبیت دی‌اکسیدکربن، بازسازی NADP^+ را کاهش می‌دهد که منجر به کاهش زنجیره‌ی انتقال الکترون فتوسنتزی می‌شود. بنابراین، در هنگام کمبود آب، پتانسیل قابل توجهی برای افزایش تجمع O_2 و H_2O_2 وجود دارد که از افزایش نسبت O_2 در کلروپلاست ناشی می‌شود (روبینسون و بونچه، ۲۰۰۰). نشت بالایی از الکترون به O_2 توسط واکنش مهلر (توالی واکنش‌هایی که در کلروپلاست منجر به تولید و شکست H_2O_2 می‌شود به واکنش مهلر معروف است) در گیاهانی که در معرض تنش خشکی بودند مشاهده می‌شود. نشت ۵۰٪ بیشتر الکترون‌های فتوسنتزی در گندم تحت تنش خشکی در مقایسه با گیاهان بدون تنش دیده شد. افزایش تشکیل ROS، پراکسیداسیون لیپیدی و تغییر پروتئین در چند گونه‌ی گیاهی در معرض تنش خشکی مشاهده شد (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۸۷).

تنش خشکی فعالیت برخی از آنزیم‌های آنتی اکسیدان را افزایش می‌دهد و همچنین موجب سنتز ایزوآنزیم جدید برای غلبه بر تنش اکسیداتیو می‌شود (شارما و دوبی، ۲۰۰۵). افزایش فعالیت آنزیم‌های سیستم دفاع آنتی اکسیدانی در ذرت (شارما و دوبی، ۲۰۰۵)، گندم دوروم (زگرای و همکاران، ۲۰۰۰) در شرایط تنش خشکی گزارش شده است. به نظر می‌رسد درجه‌ای که فعالیت‌های آنزیم‌های آنتی اکسیدان و مقدار آنتی اکسیدان‌ها در گیاهان تحت تنش خشکی افزایش می‌یابد در میان چندین گونه‌ی گیاهی و حتی در بین گونه‌های گیاهی مشابه متفاوت است (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۸۷). پاسخ گونه‌های گیاهی به خشکسالی نه تنها به ژنتیک گونه‌ی گیاهی وابسته است، بلکه بر شدت و طول مدت دوره‌ی خشکی بستگی

دارد. افزایش فعالیت SOD و CAT در پاسخ به تنش کمبود آب در گیاهان دیده شده است (پسرکلی، ۲۰۱۰).

۲-۱۳-۶- اجتناب از خشکی

اجتناب از خشکی عبارت است از توانایی گیاه برای حفظ پتانسیل آب نسبتاً بالا در بافت‌ها، علی‌رغم وجود کمبود رطوبت در خاک است. اجتناب از خشکی از طریق مکانیزم‌های بهبود جذب آب، ذخیره سازی آب در سلول‌های گیاهی و کاهش از دست رفتن آب تحقق می‌یابد. اجتناب از خشکی با دو روش صورت می‌گیرد:

۱) حفظ آماس با افزایش عمق ریشه، سیستم ریشه‌ای کارآمد و افزایش هدایت هیدرولیکی (۲) کاهش هدر رفتن آب با کاهش هدایت اپیدرمی (روزنه‌ای و عدسی)، کاهش جذب نور از طریق لوله‌ای شدن یا تاخوردن برگ‌ها و کاهش سطح برگ برای پایین آوردن میزان تبخیر در شرایط خشکی، صورت می‌گیرد. مکانیزم‌های تحمل به خشکی عبارتند از حفظ آماس از طریق تنظیم اسمزی (فرآیندی که باعث تجمع مواد محلول در سلول می‌گردد)، افزایش اتساع پذیری سلول، کاهش اندازه‌ی سلول و تحمل در برابر آب کشیدگی از طریق مقاومت پروتوپلاسمی. اغلب این سازگاری‌ها دارای معایبی هستند. ژنوتیپی که دوره‌ی رشد کوتاهی دارد، معمولاً کم محصول‌تر از ژنوتیپ دیگری با دوره‌ی رشد معمولی می‌باشد. مکانیزم‌هایی مانند بسته شدن روزنه‌ها و کاهش سطح برگ که موجب مقاومت به خشکی از طریق کاهش هدر رفت آب می‌شوند، معمولاً منجر به کاهش جذب دی‌اکسیدکربن می‌شود. تنظیم اسمزی با حفظ آماس گیاه، مقاومت به خشکی را افزایش می‌دهد ولی افزایش غلظت مواد محلول که تنظیم اسمزی را موجب می‌شود می‌تواند علاوه بر انرژی لازم برای تنظیم اسمزی اثر نامطلوبی نیز به همراه داشته باشد. اجتناب از خشکی به روش‌های مختلف اتفاق می‌افتد:

۱. کنترل جذب آب و مواد معدنی از خاک، رشد بیشتر ریشه، هدایت و توزیع مناسب آب در صورت

وقوع خشکی متناسب با فنولوژی گیاه.

۲. کنترل هدر رفت آب از برگ‌ها توسط مکانیسم‌هایی نظیر بسته شدن روزنه‌ها، کاهش پتانسیل آب، مقاومت کوتیکولی زیاد، انعکاس زیاد نور آفتاب از برگ‌های با پوشش مومی، حرکات برگ‌ی به منظور کاهش سطح تعرق، ریزش برگ و تغییر از متابولیسم C_3 به متابولیسم CAM.

۳. تنظیم اسمزی برای حفظ فشار تورژسانس در صورت عدم رشد برگ.

۴. تغییر در خصوصیات دیواره‌ی سلولی و اندازه‌ی سلول: بسته شدن روزنه‌ها در روز مکانیسمی است که از خشکی شدید جلوگیری می‌کند. از سوی دیگر چون مقاومت روزنه‌ها در برابر عبور گاز دی‌اکسیدکربن نیز افزایش می‌یابد، فتوسنتز کاهش یافته و عملکرد نیز به طور معمول کاهش پیدا می‌کند. چنین گیاهانی به خاطر مکانیسم اجتناب دارای قدرت تحمل خشکی می‌باشند. در این حالت میزان آب نسبی^۱، حجم پروتوپلاست و فشار تورژسانس سلول در طول دوره‌ی تنش خشکی حفظ می‌شود. رشد گیاه ممکن است کاهش یابد ولی بیشتر فرآیندهای متابولیکی ادامه می‌یابند (سیدشریفی و همکاران، ۱۳۹۵).

۲-۱۳-۷- اجتناب از آسیب اکسیداتیو ناشی از تنش

به منظور اجتناب از آسیب اکسیداتیو، گیاهان عالی دارای یک سیستم دفاعی پیچیده آنتی اکسیدانی از ترکیبات آنزیمی و غیر آنزیمی هستند. در سلول‌های گیاهی، تولید ROS و سیستم‌های مهار کنندگی رادیکالی در اندام‌های مختلف از جمله کلروپلاست، میتوکندری، پراکسی‌زوم، و مسیرهای مهار ROS از ترکیبات سلولی مختلف با هم هماهنگ هستند (ژانگ و همکاران، ۲۰۰۸).

۲-۱۴-۱۴- اثر تنش کم‌آبی بر صفات مورفولوژی و عملکردی گیاه

۲-۱۴-۱- ارتفاع بوته

1: Relative Water Content (RWC)

ارتفاع یک صفت ژنتیکی است اما تا حدود زیادی تحت تأثیر عوامل محیطی مثل خاک، رطوبت و مواد غذایی قرار می‌گیرد. معمولاً گیاهانی که تحت تأثیر تنش قرار می‌گیرند، کوتاه‌تر از گیاهان تحت آبیاری مطلوب می‌باشند (باقری، ۲۰۱۰). ارتفاع گیاه، برای تشخیص حساسیت به تنش‌های جزئی قبل از گل‌دهی مفید بوده و هرگونه کاهش رطوبت در زمان رشد رویشی به طور مستقیم بر ارتفاع گیاه موثر خواهد بود (درسر و همکاران، ۲۰۰۰). افزایش تنش خشکی در زمان رشد گیاه سبب می‌گردد رقابت برای جذب آب بین بخش هوایی و زمینی در بوته افزایش یابد و در این رقابت، گیاه سهم بیشتری از مواد فتوسنتزی را به ریشه اختصاص داده و در نتیجه مواد فتوسنتزی کمتری به بخش هوایی از جمله ساقه رسیده، که این امر باعث کاهش ارتفاع بوته می‌شود (پورتر و همکاران، ۲۰۱۲).

اعتقاد بر این است که ارتفاع بوته به خودی خود اثر ویژه‌ای بر روابط آبی در گیاه ندارد و تعیین ارتفاع مناسب برای شرایط تنش خشکی، با در نظر گرفتن سایر ملاحظات زراعی مورد توجه می‌باشد (بلوم، ۱۹۸۵). کاهش رطوبت در زمان رشد رویشی می‌تواند به طور غیرمستقیم بر ارتفاع گیاه مؤثر باشد. در واقع علت کاهش ارتفاع، به تعداد گره کمتر و فاصله میانگره کوتاه‌تر مربوط است (صباغ‌نیا و همکاران، ۲۰۱۰). شیرانی راد و همکاران (۱۳۹۰) کاهش ارتفاع بوته در اثر تنش خشکی را به اختلال در فتوسنتز و کاهش تولید مواد فتوسنتزی جهت انتقال به اندام‌های در حال رشد گیاه و عدم دستیابی گیاه به پتانسیل ژنتیکی آن نسبت دادند. نتایج بررسی حسن‌زاده و همکاران (۱۳۸۵) بر واکنش ارقام کلزا در شرایط تنش خشکی، مشخص کرد که در شرایط آبیاری نرمال، ارتفاع گیاهان ۱۲۰/۱ سانتی‌متر بود که این میزان به ۹۴/۶ سانتی‌متر در شرایط تنش خشکی کاهش یافت. در مطالعه تنویر و همکاران تنش خشکی در مرحله رشد زایشی تأثیر معنی داری بر کاهش ارتفاع گیاه داشت. کاهش ارتفاع گیاه در اثر اعمال تنش خشکی را می‌توان به اختلال در فتوسنتز به واسطه کم‌آبی و کاهش تولید مواد فتوسنتزی جهت ارائه به بخش‌های در حال رشد گیاه و نهایتاً عدم دستیابی گیاه به پتانسیل ژنتیکی از نظر ارتفاع بوته نسبت داد. همچنین در شرایط کمبود آب ترشح هورمون سیتوکینین از ریشه کاهش یافته و از طریق کاهش تقسیم سلول‌ها، ارتفاع گیاه کاهش

می‌یابد (لالینیا و همکاران، ۲۰۱۲). آل باراک (۲۰۰۶) نیز گزارش کرد که تنش خشکی و تداوم آن در مرحله‌ی رشد زایشی (گل‌دهی و خورجین‌دهی) کاهش رشد و اندازه‌ی اندام‌ها از جمله قطر ساقه و ارتفاع بوته را به دنبال خواهد داشت. نادری درباغشاهی و همکاران (۱۳۸۹) گزارش کردند که ارتفاع گیاه در تنش-هایی که در مرحله‌ی ساقه‌دهی رخ می‌دهد قادر به کاهش اجزای رویشی گیاه به‌خصوص ارتفاع بوته می‌باشند. ظاهراً با کوتاه شدن طول دوره‌ی رشد به سبب تنش خشکی از میزان ارتفاع گیاه و تعداد گره‌ها کاسته می‌شود که دلیل این امر کاهش تقسیمات سلولی است (ضابط و حسین‌زاده، ۱۳۹۰).

بزاز و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند که تنش خشکی باعث کاهش ارتفاع بوته شنبلیله (توده‌ی اردستانی) شده و با افزایش شدت تنش، کاهش بیشتری یافت. علت کاهش بوته در شرایط تنش خشکی، کاهش فشار آماس و متعاقب آن، کاهش تقسیم و بزرگ شدن سلول‌ها می‌باشد (بقالیان و همکاران، ۲۰۱۱؛ دادرسان و همکاران، ۲۰۱۵؛ شفیقی و همکاران، ۲۰۱۴؛ خسروی و همکاران، ۲۰۱۴؛ برادران و همکاران، ۲۰۱۳). نتایج مومنی (۲۰۱۱) نشان داد که تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر ارتفاع بوته ذرت داشته است. همچنین دادرسان و همکاران (۲۰۱۵) بیان داشتند که تنش آب در مراحل اولیه‌ی نمو می‌تواند بر کاهش ارتفاع بوته اثر زیادی داشته باشد. نتایج یک تحقیق نشان داد که عمدتاً تیمار قطع آبیاری (تنش خشکی) در مراحل اولیه‌ی رشد اثر زیادی بر ارتفاع گیاه می‌گذارد. هر چه قطع آبیاری در مراحل اولیه‌ی رشد زودتر اتفاق بیفتد، ارتفاع گیاه بیشتر کاهش می‌یابد، این امر به تعداد گره کمتر و فاصله‌ی میانگره کوتاه‌تر مربوط می‌شود (نادری درباغشاهی و همکاران، ۱۳۸۹).

۲-۱۴-۲- قطر ساقه

قطر ساقه از جمله صفاتی است که افزایش آن باعث استحکام بیشتر گیاه در مقابل ورس می‌شود (خانی‌نژاد و همکاران، ۲۰۱۳). به همین دلیل به عنوان یکی از معیارهای گزینش ارقام تحت شرایط تنش کم‌آبی معرفی شده است. مطالعات نشان داده است که رشد گیاه کلزا در نقطه‌ی پژمردگی خاک در مرحله‌ی

رشد رویشی، سبب کاهش معنی‌دار قطر ساقه و وزن خشک ساقه می‌گردد (سنگ‌تراش و همکاران، ۲۰۰۹). در میان خصوصیات مورفولوژی گیاه، قطر ساقه از جمله صفاتی است که تحت شرایط تنش کم‌آبی همبستگی بالایی با عملکرد دارد (سادرأس و همکاران، ۲۰۱۲) و مانند ارتفاع بوته تحت تأثیر تقسیم و بزرگ شدن سلول در شرایط تنش کمبود آب است. این مسئله احتمالاً نتیجه‌ی اختلال در فتوسنتز، تعرق، فرآیندهای متابولیکی گیاه و غیره است (سارکر و همکاران، ۲۰۰۵). کاهش قطر ساقه در گیاه می‌تواند به دلایل مختلف از جمله تراکم، ژنوتیپ، شرایط محیطی (نظیر تنش خشکی و گرما و در نتیجه کاهش آب قابل دسترس برای گیاه) باشد (موسوی‌فر و همکاران، ۲۰۱۱). این محققان گزارش کردند که رابطه مستقیمی بین افزایش میزان آبیاری و افزایش قطر ساقه‌ی ذرت وجود دارد، زیرا افزایش پتانسیل آب سلول-ها باعث افزایش حجم ابعاد سلولی شده و در نتیجه قطر ساقه افزایش می‌یابد. مصرف زیاد آب می‌تواند در صورت وجود فاصله بین بوته‌ها، در کاهش فاصله‌ی گره‌ها و افزایش ضخامت در ساقه مؤثر باشد. دلیل کاهش قطر ساقه در اثر تنش، کاهش رشد رویشی و کاهش تقسیم سلولی بیان شده است (عبدی و همکاران، ۲۰۱۳). در مطالعه‌ای تأثیر تنش خشکی بر ساقه‌های مریم گلی (*Salvia officinalis* L.) سبب نازک‌تر و خشک‌تر شدن آن شده است (بتایب و همکاران، ۲۰۰۹).

۲-۱۴-۳- تعداد شاخه‌ی فرعی

کلزا گیاهی است با توانایی رشد نامحدود و به همین دلیل، تولید و رشد شاخه‌های فرعی می‌تواند در تمام طول دوره‌ی رشد تداوم داشته باشد. کاهش شاخه‌های جانبی در گیاه در شرایط تنش رطوبتی را می‌توان به اختلال در فتوسنتز به واسطه‌ی کمبود آب و کاهش تولید مواد فتوسنتزی جهت ارائه به بخش‌های در حال رشد گیاه و در نهایت عدم دستیابی گیاه به پتانسیل ژنتیکی از نظر تعداد شاخه‌ی جانبی در بوته نسبت داد (سعیدی و همکاران، ۲۰۱۴). به نظر می‌رسد که تعداد مطلوب شاخه در واحد سطح، با رژیم رطوبتی خاک طی دوره‌ی رشد گیاه ارتباط نزدیکی دارد (آردل و همکاران، ۲۰۰۱). قدرت تولید شاخه‌های

فرعی در تولید و ساخت دانه، عامل مهمی در تثبیت میزان محصول به‌شمار می‌آید (شهیدی و فروزان، ۱۳۷۶). زاکیرولاه و همکاران (۲۰۰۰) نیز مشاهده کردند در شرایط تنش رطوبتی تعداد شاخه‌های فرعی در لاین‌های کلزای حساس به خشکی کاهش شدیدی یافت، درحالی‌که در لاین‌های متحمل به خشکی کاهش یاد شده در سطح آماری معنی‌دار نبود. این در حالی است که زارعی و همکاران (۲۰۱۰) گزارش کردند که تنش کم‌آبی به صورت دور آبیاری ۱۴ روز در مقایسه با دور آبیاری هفت روز (شاهد) تأثیر معنی‌داری بر تعداد شاخه‌ی فرعی و ارتفاع بوته ارقام کلزا نداشته است. تنش خشکی به خصوص قطع آبیاری در مرحله گل‌دهی و خورجین‌دهی در کلزا، تعداد شاخه‌های فرعی را کاهش داد (پازوکی، ۱۳۷۹). حسن‌زاده و همکاران (۱۳۸۵) وجود همبستگی مثبت و قوی بین ارتفاع بوته و تعداد شاخه‌ی فرعی با عملکرد دانه در کلزا را گزارش کرده‌اند. در مطالعات سایر محققان نیز مشاهده شده که با افزایش شدت تنش خشکی و زمان وقوع آن از تعداد گره در ساقه و تعداد شاخه‌ها به طور معنی‌داری کاسته شده است (قاسمی‌گل‌عدانی، ۲۰۱۴). گزارش شده است که با افزایش تنش خشکی، ارتفاع بوته، تعداد شاخه‌های جانبی و وزن گیاه شنبلیله کاهش می‌یابد (شفیقی و همکاران، ۲۰۱۴). شفیقی و همکاران (۲۰۱۴) گزارش دادند که استفاده از کود زیستی در سطوح مختلف آبیاری، باعث افزایش تعداد شاخه‌های جانبی در شنبلیله گردید.

۲-۱۴-۴- تعداد خورجین در بوته

در بین اجزای عملکرد دانه‌ی کلزا، تعداد خورجین در بوته حساس‌ترین جز عملکرد به تنش خشکی است (قبادی و همکاران، ۲۰۰۶). تعداد خورجین در بوته تعیین‌کننده‌ی پتانسیل عملکرد کلزا است، زیرا خورجین‌ها از یک طرف دربرگیرنده‌ی تعداد دانه‌ها و از طرف دیگر تأمین‌کننده‌ی مواد فتوسنتزی مورد نیاز دانه‌ها و تعیین‌کننده‌ی وزن آن‌ها هستند (آدامس و گرافیوس، ۲۰۱۱). بهترین زمان برای آبیاری در کلزا، مراحل گل‌دهی و اوایل خورجین‌دهی می‌باشد که طی آن تعداد دانه در بوته مشخص می‌گردد، کمبود آب در این مراحل موجب کاهش تعداد خورجین، دانه‌بندی و نیز کوچک ماندن دانه‌ها و در نهایت کاهش عملکرد

دانه و روغن می‌گردد (سیناکی و همکاران، ۲۰۰۷). وراثت‌پذیری تعداد خورجین در بوته پایین است، زیرا این صفت اکثراً توسط شرایط محیطی تعیین می‌شود و به همین دلیل تأخیر در کاشت، تعداد خورجین در بوته را کاهش می‌دهد (ابوزید و ویلکوکسون، ۱۹۸۹). اوزر و همکاران (۲۰۰۳) گزارش نمودند که کاهش در تعداد خورجین در بوته در کشت‌های دیر هنگام، عامل اصلی کاهش در عملکرد دانه می‌باشد. کاهش شدید تعداد خورجین در گیاه در شرایط تنش می‌تواند به دلیل ریزش گل‌ها و سقط خورجین‌ها در شرایط تنش باشد. به نظر می‌رسد که کمبود عرضه‌ی مواد فتوسنتزی در شرایط تنش باعث عدم تأمین مواد فتوسنتزی به میزان کافی برای خورجین‌ها و ریزش آن‌ها و در نهایت کاهش تعداد خورجین می‌شود (شیرانی‌راد، ۱۳۹۰).

قاسمیان اردستانی و همکاران (۲۰۱۹) نیز گزارش کردند که تعداد خورجین در گیاه در شرایط تنش خشکی در مرحله‌ی گل‌دهی به دلیل ریزش گل‌ها و سقط شدن خورجین‌ها کاهش یافت. عملکرد گیاه کلزا تابع تراکم، تعداد خورجین در گیاه، تعداد دانه در بوته و وزن هزاردانه می‌باشد (آنگادی و همکاران، ۲۰۰۳) و در این بین، تعداد خورجین در گیاه مهم‌ترین جزء عملکرد به‌شمار می‌آید که تعداد آن توسط بقای گل‌ها و خورجین‌های جوان نسبت به تعداد گل‌ها و خورجین‌های پتانسیل تعیین می‌گردد (دینباراک، ۲۰۰۰). به نظر می‌رسد که کمبود عرضه‌ی مواد فتوسنتزی در شرایط تنش، باعث عدم تأمین مواد فتوسنتزی به میزان کافی برای خورجین‌ها و ریزش آن‌ها و در نهایت کاهش تعداد خورجین می‌شود. اصولاً تعداد خورجین در بوته در میان اجزاء عملکرد کلزا بیشترین حساسیت را به تنش کم‌آبی دارا می‌باشد و اعمال تنش کم‌آبی در مراحل گل‌دهی و خورجین دهی گیاه کلزا به‌واسطه‌ی ریزش شدیدتر گل و خورجین سبب کاهش قابل توجه در تعداد خورجین در بوته می‌گردد (سیناکی و همکاران، ۲۰۰۷). در گیاه کلزا، تأمین آب کافی در طی مراحل گل‌دهی و نمو اولیه خورجین‌ها، زمانی که تعداد خورجین‌ها و دانه‌ها مشخص می‌شود، نقش حیاتی دارد (ما و همکاران، ۲۰۰۶) و کمبود آب در مرحله‌ی گل‌دهی با تأثیر منفی بر روی تشکیل خورجین و اندازه‌ی دانه، موجب کاهش عملکرد دانه می‌گردد (جانسون و همکاران، ۲۰۰۳). نتایج بررسی‌های انجام شده نشان می‌دهد که برخورد مرحله‌ی زایشی گیاه با تنش خشکی، موجب کاهش اکثر صفات وابسته

به عملکرد، به ویژه تعداد خورجین‌ها و دانه‌ها می‌گردد (ما و همکاران، ۲۰۰۶). سطح خورجین‌ها به عنوان یک سطح فعال فتوسنتزی فعال از اهمیت ویژه‌ای برخوردار می‌باشند و به طور معمول وزن دانه‌های کلزا از طریق فتوسنتز خورجین‌ها تأمین می‌گردد (سیرین واسان و همکاران، ۱۹۹۶؛ ما و همکاران، ۲۰۰۱). نتایج بررسی‌های انجام شده توسط خان و همکاران (۲۰۱۰) نیز نشان می‌دهد که برخورد مرحله‌ی زایشی گیاه کلزا با تنش خشکی، موجب کاهش اکثر صفات وابسته به عملکرد، به ویژه تعداد خورجین‌ها و دانه‌ها می‌گردد. در یک آزمایش دیگر گزارش شده است که تنش خشکی سبب کاهش ۱۲ درصدی تعداد خورجین در بوته، ۱۵ درصدی وزن هزاردانه و ۲۱ درصدی عملکرد دانه در دور آبیاری ۱۴ روز در مقایسه با دور آبیاری هفت روز گردید، اما تأثیر معنی‌داری بر تعداد دانه در بوته و درصد روغن دانه نداشت (زارعی و همکاران، ۲۰۱۰). زاکیرولاه و همکاران (۲۰۰۰) نیز مشاهده کردند در شرایط تنش رطوبتی تعداد خورجین در ساقه‌ی اصلی و تعداد دانه در خورجین لاین‌های کلزای حساس به خشکی کاهش شدیدی یافت، درحالی که در لاین‌های متحمل به خشکی کاهش یاد شده در سطح آماری معنی‌دار نبود. اعمال تنش خشکی بعد از شروع مرحله‌ی تشکیل خورجین با کاهش تشکیل و همچنین افزایش ریزش خورجین‌ها در بدو تشکیل دانه همراه است. در گیاهان رشد نامحدود مانند لوبیا، اگر گیاه در شرایط تنش قرار گیرد، تعداد خورجین کمتری فرصت تشکیل دارند (گوتیرز و همکاران، ۲۰۱۵).

۲-۱۴-۵- طول خورجین

در مرحله‌ی پرشدن سریع خورجین، خورجین‌های فوقانی کانوپی بسیار فعال بوده و حدود ۴۷ درصد از عملیات تثبیت کربن را بر عهده دارند، چون سطح خورجین به عنوان یک سطح فتوسنتزی فعال از اهمیت ویژه‌ای برخوردار می‌باشد. به طور معمول، یک سوم وزن دانه‌های کلزا از طریق فتوسنتز خورجین‌ها تأمین می‌گردد و بین مساحت دیواره‌های خورجین در کلزا با تعداد دانه در بوته همبستگی مثبت و معنی‌داری وجود دارد (سیرینیواسان و همکاران، ۱۹۹۶). کیمبر و جورج (۱۹۹۵) چنین اظهار داشتند که طول

خورجین در بوته یک صفت ژنتیکی بوده ولی می‌تواند از شرایط محیطی نیز اثر بپذیرد. گان و همکاران (۲۰۰۴) گزارش کردند که تنش خشکی عملکرد را فقط از طریق کاهش تعداد و طول خورجین در بوته کاهش می‌دهد. مطالعات اخیر نشان داده است که خورجین یک اندام فتوسنتزی مهم است که در جهت تثبیت دوباره کربن حاصل از تنفس دیواره‌ی خورجین و انتقال آن به دانه‌ی در حال رشد عمل می‌کند (ما و همکاران، ۲۰۰۱). گزارشاتی در مورد کاهش طول خورجین در اثر اعمال تنش کم‌آبی ارائه گردیده است که گزارش شیخ و همکاران (۱۳۸۴) از آن جمله می‌باشند.

۲-۱۴-۶- تعداد دانه در بوته

تعداد دانه در بوته یکی از صفات تعیین‌کننده‌ی عملکرد کلزا محسوب می‌شود. هر چه قدر تعداد دانه در بوته بیشتر باشد، مخزن بزرگ‌تری برای مواد فتوسنتزی تولید شده توسط گیاه ایجاد می‌شود و در نتیجه عملکرد دانه افزایش خواهد یافت. به نظر می‌رسد تنش خشکی باعث کاهش سطح برگ در گیاه می‌شود و در نهایت فتوسنتز کاهش یافته و سبب کاهش تعداد دانه در بوته شده است. دپین بورگ (۲۰۰۰) گزارش نمود، تعداد دانه در بوته با طول خورجین همبستگی مثبت و معنی‌داری دارد. به طوری که هر چه طول خورجین بلندتر باشد، عملکرد دانه بیشتر خواهد بود. فتحی و همکاران (۲۰۱۰) نیز در بررسی تعداد خورجین در بوته و تعداد دانه در بوته و تغییرات این دو صفت در تیمارهای مختلف مشخص نمودند که تأثیرپذیری تعداد دانه در بوته در اثر تنش خشکی در مراحل مختلف رشدی کمتر از تعداد خورجین در بوته است. دین و همکاران (۲۰۱۱) گزارش دادند که کاهش تعداد خورجین در گیاه و تعداد دانه در بوته در شرایط تنش خشکی در مرحله‌ی گل‌دهی باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در کلزا شد. تعداد دانه در بوته کلزا از ظرفیتی نزدیک به ۳۰ تخمک در زمان گل‌دهی برخوردار است، ولی تعداد نهایی آن همواره کمتر از میزان یاد شده می‌باشد. تنش کمبود آب در مرحله‌ی خورجین‌دهی موجب کاهش جذب مواد پرورده و در نتیجه کاهش فتوسنتز برگ و تولید شیرهای پرورده شد که این وضعیت موجب از بین رفتن گل‌ها و در نتیجه افزایش آسیب‌پذیری

تشکیل دانه در خورجین در شرایط تنش خشکی می شود (هنر و همکاران، ۱۳۹۱). توحیدی مقدم و همکاران (۲۰۱۱) کاهش محسوس تعداد دانه در بوته را در شش ژنوتیپ کلزا از ۲۷/۸ عدد در تیمار شاهد به ۲۳/۴ عدد در شرایط تنش کم آبی در مراحل گل دهی و خورجین دهی گزارش کردند. دوره گل دهی و مراحل نمو اولیه خورجین ها (سیناکی و همکاران، ۲۰۰۷) یعنی زمان تعیین تعداد خورجین و دانه در کلزا از دیدگاه نیاز آبی مراحل بحرانی به حساب می آیند. در پژوهشی مشاهده شد که تنش کم آبی موجب کاهش تعداد کل دانه در کلزا شد (ما و همکاران، ۲۰۰۶). نتایج بررسی اثر تنش کم آبی بر عدس نیز نشان دهنده ی اثر کاهشی تنش بر صفت تعداد دانه در بوته بود (شرستا و همکاران، ۲۰۰۶).

۲-۱۴-۷- وزن هزار دانه

وزن هزار دانه آخرین جز از اجزای عملکرد است که تعیین می شود و تنها جز از اجزای عملکرد است که به شرایط محیطی دوره ی پس از گل دهی بستگی دارد (کوچکی و سرمدینا، ۱۳۸۷). وزن هزاردانه از جمله مهم ترین عوامل تعیین کننده ی عملکرد دانه است و وجود دانه های بزرگ که به خوبی پر شده باشند، سبب بالا رفتن میزان عملکرد دانه می شود. کاهش وزن هزاردانه به دنبال تنش خشکی نیز احتمالاً به دلیل کاهش جذب آب و املاح توسط گیاه و به دنبال آن کاهش ساخت و انتقال مواد فتوسنتزی و آسیمیلات ها به دانه ها بوده است که در این شرایط گیاه حتی با انتقال مجدد ذخایر اندوخته نتوانسته کاهش آسیمیلات ناشی از تنش را جبران نماید و این وضعیت منجر به کاهش وزن دانه ها گردیده است. کاهش وزن هزاردانه در گیاه گلرنگ، ناشی از کوچک بودن سطح برگ ها در اثر تنش خشکی و در نتیجه ساختن مواد فتوسنتزی کمتر بوده و تنش خشکی سبب کاهش طول دوره ی پر شدن دانه می شود که این مسئله به نوبه ی خود بر کاهش وزن هزاردانه مؤثر است (فتحیان و احسان زاده، ۱۳۸۱). تنش از طریق قطع فتوسنتز گیاه، سنتز آسیمیلات مورد نیاز برای پر شدن دانه را کاهش می دهد که نتیجه اش کاهش وزن و چروکیدگی دانه است (شیرانی راد و زندی، ۲۰۱۲). براساس تعدادی از گزارشات، نمو دانه به مرحله ی جداگانه تقسیم می شود.

در طول نخستین مرحله (فاز کند)، تقسیم سلولی شدید، ولی تجمع ماده‌ی خشک اندک می‌باشد. در بسیاری مواقع، سقط دانه در این مرحله اتفاق می‌افتد. در طی مدت مرحله‌ی دوم، تجمع ماده در دانه تا زمان رسیدگی فیزیولوژیکی ادامه می‌یابد. به عبارت دیگر، تعداد دانه در بوته، زمانی تعیین می‌گردد که دانه‌ها به مرحله‌ی نهایی وقوع سقط (آغاز فاز خطی رشد دانه) رسیده باشند. اندازه‌ی یک بذر رابطه‌ی سهمی شکل با نسبت منبع فتوسنتزی به مخزن زایشی دارد. خشکی در اواخر فصل منجر به تولید دانه‌های ریز می‌شود، زیرا وقوع خشکی دیر هنگام تأثیر کمی روی تعداد دانه تولید شده دارد. اما تسریع در پیرشدن برگ‌ها، به شدت باعث کاهش منبع فتوسنتزی می‌شود. این مسأله در برخی ارقام اصلاح شده‌ی سورگوم مشاهده شده است. در کلزا عموماً میانگین وزن دانه، کمتر از تعداد خورجین در واحد سطح و تعداد دانه در بوته، تحت تأثیر عوامل محیطی قرار می‌گیرد (مندهام و همکاران، ۱۹۹۵). مشخص شده است که در شرایط عادی معمولاً بین وزن دانه و روزهای پس از گل‌دهی در کلزا رابطه خطی وجود دارد و طول دوره‌ی رشد دانه عمدتاً بین ۳۵ تا ۵۵ روز است که در طول این دوره، سرعت رشد دانه تابع عرضه‌ی مواد فتوسنتزی و آب می‌باشد (رائو و مندهام، ۱۹۹۱). دانشمند و همکاران (۲۰۰۶) گزارش کردند که در اثر اعمال تنش کم‌آبی از مرحله ساقه‌دهی به بعد، عملکرد و اجزای عملکرد کاهش یافتند. در بین اجزای عملکرد، تنش موجب کاهش معنی‌دار تعداد دانه در بوته و وزن هزار دانه گردید. همبستگی مثبت و معنی‌داری ($r=0.96$) نیز میان عملکرد دانه و وزن هزار دانه مشاهده شد (دانشمند و همکاران، ۲۰۰۶).

۲-۱۴-۸- عملکرد دانه

اثر کمبود آب بر عملکرد، در حالت کلی به این بستگی دارد که چه میزان از ماده خشک تولیدی به عنوان ماده‌ی قابل استفاده و مورد مصرف برداشت می‌شود. در مواردی که اندام‌های هوایی عملکرد نهایی را تشکیل می‌دهد، اثر تنش به عملکرد، مشابه اثر آن بر تولید کلی گیاه است. به طور کلی اثر تنش رطوبت بر عملکرد دانه به جز در مراحل بسیار بحرانی کمتر از اثر آن بر رشد کلی گیاه می‌باشد. در غلات تعداد بذر در

مقایسه با وزن بذر از همبستگی مثبت بالایی با عملکرد برخوردار است. از این رو باید عوامل محیطی و اجزای موثر بر عملکرد و تعداد دانه بررسی شوند (سیدشریفی و همکاران، ۱۳۹۵). پر شدن دانه معمولاً ۱۵ روز بعد از گردهافشانی شروع می‌شود که اندازه و وزن نهایی دانه، در نهایت عملکرد دانه را در مرحله‌ی رسیدگی کامل تعیین می‌کند. وزن نهایی دانه به عنوان یکی از اجزای تعیین کننده‌ی عملکرد گندم است که به وسیله‌ی سرعت و دوره‌ی پر شدن دانه مشخص می‌شود. طولانی بودن این دوره امکان انتقال مواد فتوسنتزی بیشتر از مبداء به مقصد و در نتیجه افزایش عملکرد دانه را فراهم می‌سازد. نظر بر این است که تعداد و وزن دانه در طول گردهافشانی یا مدت کوتاهی بعد از مرحله گردهافشانی تنظیم می‌شوند و تغییر در توانایی جذب آب در این دوره‌ی رشدی، می‌تواند تأثیر عمده در عملکرد گندم داشته باشد (هامر و همکاران، ۲۰۰۹). مطالعات چن و همکاران (۲۰۰۵) نشان داد که کشت زودتر کلزا سبب فرار گیاه از تنش خشکی و حرارت در مراحل بحرانی رشد گیاه شده و در نتیجه سبب افزایش عملکرد دانه شد. بنابر نتایج تحقیقات فرجی و همکاران (۲۰۰۹) مشخص شد که تأخیر در کاشت، سبب کاهش عملکرد ارقام کلزا می‌شود. لون و همکاران (۲۰۰۱)، در بررسی تاریخ‌های کاشت (اول و آخر سپتامبر) طی چهار سال آزمایش در لندن گزارش نمودند که در تاریخ کاشت‌های دیرتر پاییزه، سرما از طریق کاهش حجم مطلوب کانوپی، باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود. رفای (۲۰۱۱) اظهار نمود که برای عملکرد مطلوب، گیاه باید روزنه‌هایی را در طی تنش باز نگه دارد، به گونه‌ای که آب و موادغذایی را بهتر از خاک دریافت کند، در این حالت چنین ژنوتیپ‌هایی می‌توانند به عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم به خشکی مورد توجه قرار گیرند. هرچند نمی‌توان اثر تأخیر در تاریخ کاشت را در کاهش عملکرد از نظر دور داشت. بنا به گزارش مصطفوی‌راد و همکاران (۱۳۹۱) تأخیر در کاشت علاوه بر کوتاه شدن طول دوره‌ی پر شدن دانه، گل‌دهی و گردهافشانی را به علت برخورد با هوای گرم کاهش داده و در نهایت عملکرد دانه را کاهش می‌دهد.

۲-۱۴-۹- عملکرد بیولوژیک

زمان کاشت مناسب سبب می‌شود که گیاه به دلیل مناسب بودن شرایط محیطی فرصت کافی برای تکمیل کلیه‌ی مراحل رویشی و زایشی خود را داشته باشد و در نهایت، بوته‌های قوی‌تر و با عملکرد بیشتری را تولید کند (هوکینگ و استاپر، ۲۰۱۰). گزارش شده است که آبیاری تکمیلی در زمان گل‌دهی و پر شدن خورجین‌های نخود به دلیل تأثیر مثبت بر توسعه تعداد شاخه‌های فرعی و ارتفاع بوته در افزایش عملکرد زیستی موثر است (رضائیان‌زاده و همکاران، ۱۳۹۰). مهمترین اثر کمبود آب، محدود کردن میزان توسعه برگ است که در بیشتر موارد، تجمع ماده خشک و عملکرد گیاه زراعی را محدود می‌کند. دلیل کاهش میزان تجمع ماده خشک در شرایط کم‌آبی، محدود شدن میزان توسعه سطح برگ است که با تجمع ماده‌ی خشک و عملکرد گیاه زراعی در ارتباط است که همه‌ی این عوامل باعث کاهش عملکرد زیستی در شرایط تنش خشکی می‌گردد (احمدعلی و خلیلی، ۲۰۰۶). دروناسکی و استرو (۲۰۰۵) نشان دادند که در شرایط تنش خشکی، دانه و برگ کمتری در مقایسه با شرایط بدون تنش در گشنیز تولید می‌شود، که این امر موجب کاهش در عملکرد بیولوژیک خواهد شد. رشد سلول‌ها مهم‌ترین فرآیندی است که در تنش آبی تحت تأثیر قرار می‌گیرد. کاهش رشد سلول برگ منجر به کاهش ارتفاع و کاهش وزن بخش‌های مختلف گیاه می‌شود. با کاهش فشار تورژسانس در اثر کمبود آب، نمو سلول به دلیل عدم وجود فشار درون سلولی کاهش می‌یابد؛ بنابراین بین کاهش اندازه‌ی سلول و میزان کاهش آب رابطه معنی‌داری در بافت‌های گیاهی دیده می‌شود، در نتیجه با کاهش نمو سلولی، رشد اندام‌ها و برگ‌ها کاهش می‌یابد، در نتیجه عملکرد بیولوژیک گشنیز کاهش می‌یابد. روبرتسون هلند (۲۰۰۴) در بررسی خود نشان دادند که تأخیر در کاشت باعث کوتاه شدن طول دوره‌ی کاشت تا گل‌دهی و رسیدگی می‌شود، به طوری که کاهش عملکرد ناشی از تأخیر در کاشت در اثر کاهش بیوماس در زمان رسیدگی می‌باشد. مطالعات چن و همکاران (۲۰۰۵) نشان دادند که کشت زودتر کلزا، سبب فرار گیاه از تنش خشکی و حرارت در مراحل بحرانی رشد گیاه شده و در نتیجه سبب افزایش ماده خشک اندام هوایی می‌شود.

۲-۱۴-۱۰- شاخص برداشت

شاخص برداشت یک شاخص مهم فیزیولوژیک است که بیانگر درصد انتقال مواد فتوسنتزی از اندام-های رویشی به دانه‌ها می‌باشد، به نظر می‌رسد این شاخص در تنش‌های کم‌آبی و به ویژه شدت تنش کم‌آبی تغییرات متفاوتی نشان می‌دهد. شاخص برداشت یکی از مهم‌ترین شاخص‌های فیزیولوژیکی است و بیانگر درصد انتقال مواد از اندام‌های رویشی گیاه به دانه‌ها است (نادری و همکاران، ۱۳۸۴). در مطالعه‌ای که روی گونه‌ی *B.napus* L. انجام شد، مشاهده گردید که تنش از طریق کاهش تعداد خورجین در بوته موجب کاهش عملکرد گیاهان گردید، ولی تأثیر معنی‌داری روی شاخص برداشت نداشت. سیناکی و همکاران (۲۰۰۷) نیز گزارشات مشابهی درمورد تأثیر تنش بر شاخص برداشت ارقام کلزا ارائه کرده‌اند.

والتون و همکاران (۲۰۰۶) گزارش نمودند کاهش شاخص برداشت در شرایط تنش خشکی بیشتر مربوط به تعداد پایین خورجین بود. شاخص برداشت از تقسیم عملکرد دانه به عملکرد زیستی (عملکرد بیولوژیک) به دست می‌آید. این مولفه‌ها هر کدام تعیین کننده‌ی دیگری می‌باشند. شاخص برداشت رابطه مستقیم با عملکرد دانه و رابطه‌ی معکوس با عملکرد زیستی (عملکرد بیولوژیک) دارد. کاهش عملکرد زیستی (عملکرد بیولوژیک) مربوط به کاهش عملکرد دانه و عملکرد کاه و کلش است. تنش خشکی از طریق کاهش در اندازه‌ی گیاه و سطح برگ و تسریع در پیر شدن برگ‌ها منجر به کاهش عملکرد کاه و کلش کلزا شد. کاهش مواد ذخیره‌ای فتوسنتزی در ساقه و کاهش سطح فتوسنتز کننده برگ‌ها منجر به کاهش اندازه-ی مخزن گردید و سبب کاهش عملکرد دانه کلزا گردید. کاهش این دو مولفه منجر به کاهش عملکرد زیستی کلزا شد. نتایج عبدالرضا سیداحمدی و همکاران (۲۰۱۵) نشان داد در شرایط تنش خشکی ارقامی که شاخص برداشت بالایی داشته باشند و سهم مواد فتوسنتزی تولید شده را به دانه بیشتر اختصاص دهند برای تحمل تنش خشکی مناسب هستند. کاهش وزن خشک و شاخص برداشت گیاه کلزا به موازات افزایش شدت تنش کم‌آبی در بررسی‌های متعددی به اثبات رسیده است (فرجی و همکاران، ۲۰۰۹؛ سنگ‌تراش و

همکاران، ۲۰۰۹). کاهش شاخص برداشت می‌تواند ناشی از کاهش عملکرد در زمان خورجین‌دهی باشد و کاهش عملکرد نیز ناشی از کاهش اجزای عملکرد از جمله کاهش تعداد خورجین در بوته می‌باشد.

۲-۱۴-۱۱- اثر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد

تنش خشکی روی مراحل مهمی از رشد و نمو گیاه نظیر پیدایش و تشکیل گل، گرده‌افشانی، لقاح و تشکیل دانه تأثیر بسیار زیادی می‌گذارد. در مرحله‌ی زایشی، گیاه حساسیت خاصی نسبت به تنش آب دارد. تنش خشکی از ظهور سلول‌های بنیادی گل جلوگیری می‌کند. با رفع تنش، سلول‌های بنیادی در مقایسه با گیاهان آبیاری شده با سرعت بیشتری تشکیل می‌شود. تنش در مرحله‌ی گرده‌افشانی و لقاح، تعداد دانه‌ها را به علت پسابیدگی دانه‌های گرده کاهش می‌دهد. به علاوه تنش خشکی رشد دانه‌های گرده و رشد لوله‌ی گرده در خامه، بافت تخمدان و تخمک را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد. پژمردگی کلاله مانع رشد لوله‌ی گرده می‌شود. اثر تنش در مرحله‌ی پرشدن دانه‌ها بسیار بارز است؛ چون عملکرد دانه به وزن و تعداد دانه بستگی دارد که این امر مستلزم گرده‌افشانی کامل و تجمع مواد فتوسنتزی در دانه می‌باشد. مواد فتوسنتزی در دانه-ها از طریق فتوسنتز در خود دانه و انتقال مواد غذایی از سایر قسمت‌های گیاه به دانه تأمین می‌شوند (سیدشریفی و همکاران، ۱۳۹۵). تحقیقات نشان داده‌اند که مواد فتوسنتزی برگ‌های بالایی کلزا عمدتاً برای رشد و نمو ساقه و شاخه‌های بالایی مصرف می‌گردد. جوان‌ترین قسمت‌های ساقه، مخصوصاً قسمت‌های دارای کپسول، بالاترین فعالیت فتوسنتزی را دارند. برگ پرچم کلزا که در واقع آخرین و بالاترین برگ تشکیل شده در این گیاه می‌باشد، تقریباً ۷۵ درصد مواد فتوسنتزی آن به کپسول‌های در حال رشد منتقل می‌شود. در زمان حداکثر ذخیره ماده خشک در دانه‌ها، فعالیت فتوسنتزی پوسته‌ی کپسول (۲۸ درصد)، قسمت‌هایی از ساقه دارای کپسول (۴۱ درصد) بالاتر از فعالیت فتوسنتزی برگ‌ها می‌باشد (شیرانی‌راد و دهشیری، ۱۳۸۱).

۲-۱۵- اثر تنش خشکی بر خصوصیات کیفی دانه

۲-۱۵-۱- اثر تنش خشکی بر درصد روغن و عملکرد روغن

عوامل ژنتیکی از پارامترهای اصلی تعیین کننده‌ی درصد روغن دانه کلزا است و تأثیر عوامل محیطی بر درصد روغن دانه بسیار کم می‌باشد (سلیمانی و همکاران، ۲۰۱۱). کاشت دیر هنگام معمولاً موجب کاهش درصد روغن می‌شود (هوکنینگ و استاپر، ۲۰۰۱). مصرف نیتروژن و سایر کودها نیز نمی‌تواند جبران تأخیر در کاشت را بنماید، بنابراین به منظور حصول مقادیر بیشتری از روغن و عملکردهای بالاتر، کاشت زودهنگام (بدون تأخیر) ضروری است. نتایج یک بررسی با هدف تجزیه و تحلیل واکنش فنولوژی رشد، عملکرد و درصد روغن ژنوتیپ‌های رایج در استرالیا به تاریخ کاشت نشان داد که به تأخیر انداختن تاریخ کاشت، فاصله‌ی زمانی از کاشت تا ۵۰ درصد گل‌دهی و رسیدگی را کوتاه‌تر کرد (روبرتسون و همکاران، ۲۰۰۴). رحیمی و نورمحمدی (۲۰۱۰) در بررسی خود بیان کردند که بیشترین میزان روغن دانه در کتان به میزان ۶/۳۴ درصد از تاریخ کاشت اول به دست آمد.

در یک بررسی، اعمال تنش خشکی در کلزا سبب کاهش عملکرد روغن از ۲۱۳۸ کیلوگرم در هکتار در تیمار شاهد به ۸۷۷، ۱۱۴۱ و ۱۲۶۵ کیلوگرم در هکتار به ترتیب در تیمارهای قطع آبیاری از مراحل ساقه‌دهی، گل‌دهی و خورجین‌دهی به بعد شد. به نظر می‌رسد که دلیل این امر ناشی از کنترل بیشتر درصد روغن دانه توسط عوامل ژنتیکی و تأثیرپذیری بالای عملکرد روغن از تغییرات عملکرد دانه نسبت به درصد روغن بوده است. در این زمینه گزارش شده است که در تعیین عملکرد روغن کلزا، تأثیر عملکرد دانه در مقایسه با درصد روغن بسیار بیشتر می‌باشد (سلیمانی و همکاران، ۲۰۱۱). شیرانی‌راد و زندی (۲۰۱۲)، حسینی و حسینی (۲۰۱۱) و فنایی و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کردند که عملکرد روغن همبستگی بالایی با عملکرد دانه دارد. درصد روغن دانه به میزان زیادی تحت تأثیر نوسانات دمایی به ویژه در طی مرحله‌ی رشد زایشی قرار می‌گیرد، به طوری که داشتن دوره‌ی زایشی طولانی و دمای خنک در طی مرحله‌ی پرشدن دانه برای دستیابی به حداکثر عملکرد ضروری می‌باشد (اولحسن و همکاران، ۲۰۰۵). سینکی و همکاران

(۲۰۰۷) در آزمایش تعیین تأثیر تنش کمبود آب بر مراحل مختلف رشد گیاه کلزا گزارش دادند که در زمان وقوع تنش در کلزا، غلظت روغن و عملکرد روغن کاهش یافت. قبادی و همکاران (۲۰۰۶) در بررسی تأثیر دوره‌های کوتاه و بلند مدت تنش کم‌آبی بر عملکرد و اجزاء عملکرد کلزا گزارش نمودند که در شرایط تنش کمبود آب، درصد روغن دانه و عملکرد روغن کاهش، اما درصد پروتئین افزایش یافت. سینگ و سین‌ها (۲۰۰۵) و توحیدی مقدم و همکاران (۲۰۱۱) نیز بر کاهش درصد روغن دانه و عملکرد روغن ارقام کلزا در شرایط تنش کم‌آبی در مرحله گل‌دهی اذعان داشته‌اند که این امر می‌تواند به واسطه اکسیداسیون برخی اسیدهای چرب غیراشباع چندگانه و کاهش قابلیت تبدیل هیدرات‌های کربن به روغن در شرایط تنش باشد.

۲-۱۵-۲- اثر تنش خشکی بر اسیدهای چرب

خصوصیات کیفی هر نوع روغن، به ترکیب اسیدهای چرب آن بستگی دارد و کیفیت روغن دانه یکی از مهم‌ترین صفات برای اهداف اصلاحی جنس براسیکا در محیط‌های نیمه‌خشک می‌باشد (انجالبرت و همکاران، ۲۰۱۳). در طی ۱۵ سال گذشته، بیشترین برنامه‌های اصلاحی در کلزا، مربوط به اسیدهای چرب اشباع اولئیک و اروسیک و اسیدهای چرب زنجیره متوسط بوده است (پیازا و فوگلیا، ۲۰۰۱). کیفیت روغن دانه‌ی کلزا به طور عمده براساس میزان اسیدهای چرب اولئیک، لینولئیک و اروسیک تعیین می‌گردد و به میزان زیادی تحت تأثیر شرایط محیطی (انجالبرت و همکاران، ۲۰۱۳) و نوع ژنوتیپ (جاویدفر و همکاران، ۲۰۰۷) و طول مراحل فنولوژیک (پریتچارد و همکاران، ۲۰۰۰) قرار می‌گیرد. در شرایط تنش کم‌آبی، نسبت درصد اسیدهای چرب اشباع به اسیدهای چرب غیراشباع در روغن دانه‌ی ارقام کلزا افزایش می‌یابد زیرا اسیدهای چرب غیراشباع از اسیدهای چرب اشباع به وجود می‌آیند (توحیدی مقدم و همکاران، ۲۰۱۱). همچنین گزارش شده است که خصوصیات پروفیل اسیدهای چرب روغن دانه جنس براسیکا از قبیل اسید لینولنیک با برخی صفات مطلوب مانند ارتفاع بوته و وزن خشک گیاه و اسید لینولئیک با درصد روغن دانه همبستگی بالایی دارد که میزان اسید لینولئیک تحت شرایط تنش کاهش چشمگیری می‌یابد (توحیدی-

مقدم و همکاران، ۲۰۱۱؛ انجالبورت و همکاران، ۲۰۱۳). اعمال تنش خشکی از مرحله‌ی گل‌دهی به بعد سبب کاهش درصد اسیدهای چرب اشباع روغن دانه (اسید استئاریک و اسید آراشیدیک) در شش ژنوتیپ کلزا شد که می‌توان آن را به کوتاه شدن دوره‌ی رشد گیاه در شرایط تنش نسبت داد (توحیدی‌مقدم و همکاران، ۲۰۱۱). همچنین گزارش شده است که اعمال تنش خشکی در مرحله‌ی گل‌دهی کلزا، میزان اسیدهای چرب غیراشباع روغن دانه نظیر اسیدلینولئیک، اسیدلینولنیک را به ترتیب ۱۶ و ۷ درصد در مقایسه با شرایط بدون تنش کاهش داده است (توحیدی‌مقدم و همکاران، ۲۰۱۱). این در حالی است که افزایش ۱/۷ تا ۲ درصدی اسیدهای چرب غیراشباع چندگانه مانند اسیدلینولئیک و اسیدلینولنیک به همراه کاهش ۳/۸ درصدی اسیداولئیک در روغن دانه‌ی کلزا به واسطه تنش خشکی در شرایط آب و هوایی مدیترانه‌ای گزارش شده است (اسلام و همکاران، ۲۰۰۹). یونس و همکاران (۲۰۰۱) در سویا گزارش کردند محدودیت آبی بر ترکیب اسیدهای چرب روغن اثر می‌گذارد، به گونه‌ای که با افزایش محدودیت آبی درصد اسیدهای چرب اشباع (پالمیتیک و استئاریک) افزایش یافته ولی درصد اسیدهای چرب غیراشباع به دلیل افزایش پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع کاهش می‌یابد. اشرفی و رزمجو (۲۰۱۰) در بررسی خود گزارش کردند در شرایط تنش خشکی، محتوای اسیدلینولئیک و اولئیک در روغن دانه‌ی گلرنگ کاهش یافت. تورهان و همکاران (۲۰۱۱) اثر تاریخ کاشت و ژنوتیپ‌های مختلف را بر سنتز اسیدهای چرب کلزا (اولئیک، لینولئیک و لینولنیک) گزارش دادند. اروسیک اسید یکی از مهمترین اسیدهای چربی است که بیشتر در بین گونه‌های براسیکا یافت می‌شود. این اسید چرب ۲۲ کربنی، برای سلامت انسان مضر است. میزان اسیداروسیک شاخص مهمی برای روغن کلزا و مصارف خوراکی آن می‌باشد (گسگل و همکاران، ۲۰۰۷). نتایج تحقیقات رایمر (۲۰۰۲) نیز بیان می‌کند که روغن کلزا شامل مقدار کمی اسیداروسیک، ۵-۶ درصد اسیدهای چرب اشباع شده، ۶۰-۶۵ درصد اسیدهای چرب مونو غیراشباع و ۳۰-۳۵ درصد به صورت اسیدهای چرب پلی غیراشباع می‌باشد. یواله و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که تنش خشکی درصد اسیداروسیک کلزا را افزایش و درصد اسیداولئیک و اسیدلینولئیک را کاهش داد. کمترین مقدار اروسیک

اسید در شرایط کشت بهنگام (۱۵ مهر) در ژنوتیپ L72 با میانگین ۰/۱۳ درصد مشاهده گردید، اما در کشت تأخیری (۲۵ مهر و ۵ آبان) کمترین مقدار این اسید چرب (۰/۲۶ و ۰/۳۹) به ژنوتیپ Opera تعلق داشت (پورتبیزی و همکاران، ۲۰۱۷). تحقیقات مختلف نشان داد که شرایط آب و هوایی به خصوص درجه حرارت در طول فصل رشد و مراحل تکمیل دانه در ترکیب اسیدهای چرب تغییر ایجاد می‌کند (بدری و همکاران، ۲۰۱۲). استعفانوداکی و همکاران (۲۰۰۱) نیز گزارش کردند تنش رطوبتی باعث کاهش اسیدهای چرب اشباع، به ویژه پالمیتیک اسید می‌شود. گارسید (۲۰۰۴) در بررسی خود نشان داد به دلیل مصادف شدن سنتز روغن با آب و هوای گرم تابستان، میزان اسیدهای چرب پالمیتیک و اولئیک کاهش می‌یابد. دلاوگال و هال (۲۰۰۲) در بررسی خود مشخص کردند که با تأخیر در کاشت گلرنگ درصد روغن آن کاهش می‌یابد و ترکیب اسیدهای چرب نیز تغییر می‌کند.

۲-۱۵-۳- اثر تنش خشکی بر میزان گلوکوزینولات

گلوکوزینولات‌ها از جمله متابولیت‌های ثانویه‌ای هستند که در گیاهان خانواده براسیکاسه به فراوانی یافت می‌شوند. مطالعات مختلف نشان داده است که محتوی گلوکوزینولات‌ها در بافت‌های گیاهان به فاکتورهای مختلفی از جمله: فاکتورهای درونی شامل ژنوتیپ و گونه‌ی گیاهی، مرحله‌ی رشدی گیاه و سن گیاه، نوع اندام گیاهی و فاکتورهای محیطی از قبیل فاکتورهای کشاورزی مثل تغذیه خصوصاً کوددهی با سولفور و نیتروژن بستگی دارد. فالک و همکاران (۲۰۰۷) علاوه بر این، تکستور و گرشنزون (۲۰۰۹) گزارش دادند که آسیب‌ها و استرس‌های وارده به گیاه مانند حمله‌ی آفات و محرک‌ها و شرایط جغرافیایی بر مقدار گلوکوزینولات‌ها اثرگذار هستند. مصطفوی و همکاران (۲۰۱۱) بیان کردند که اثر متقابل تنش خشکی و ژنوتیپ تأثیر معنی‌داری بر میزان گلوکوزینولات دانه دارد. همچنین در بین ارقام، هایولا ۴۰۱ کمترین میزان گلوکوزینولات (۱۹/۹ میکرومول بر گرم) را داشت. این محققان بیان کردند که میزان گلوکوزینولات در شرایط تنش افزایش می‌یابد. زمانی که دانه‌ها در حال پر شدن هستند و گیاه با تنش کم‌آبی مواجه است میزان

گلوکوزینولات بافت‌های رویشی و خصوصاً میزان گلوکوزینولات خورجین، توزیع مجدد یافته و وارد دانه‌ها می‌شود. در بررسی که توسط مصطفوی‌راد و همکاران (۲۰۱۱) بر صفات زراعی و عملکرد کیفی دانه‌ی ارقام پاییزه کلزا انجام شد، ارقام کلزا از نظر عملکرد دانه، ترکیب اسیدهای چرب، محتوی گلوکوزینولات و میزان عناصر کم‌مصرف دانه، تفاوت معنی‌داری داشتند. برای توصیف کیفیت کلزای زمستانه از دو فاکتور میزان روغن و پروتئین دانه استفاده می‌شود و بسته به ترکیب اسیدهای چرب آن برای مصارف انسانی یا صنعتی کاربرد دارد (راتکه و همکاران، ۲۰۰۵). افزایش گلوکوزینولات باعث کاهش کیفیت و ارزش غذایی کنجاله‌ی دانه‌ی کلزا می‌شود (سالیسبوری و همکاران، ۱۹۸۸) که تحت تأثیر عوامل درونی و محیطی قرار دارد (فیلدسند، ۱۹۹۱). در پژوهش عظیمی‌سوران و همکاران (۱۳۹۷) بیشترین میزان گلوکوزینولات (۲۳/۰۲ میلی‌گرم در گرم وزن خشک کنجاله) در شرایط قطع آبیاری از مرحله‌ی غلاف‌دهی به بعد و کمترین میزان آن (۱۴/۰۲ میلی‌گرم در گرم وزن خشک کنجاله) در شرایط آبیاری معمول حاصل شده است. کاهش رطوبت خاک، میزان گلوکوزینولات دانه را به صورت معنی‌داری افزایش داد. پژوهشگران تنوع ژنتیکی زیادی در بین واریته‌های کلزا از نظر میزان گلوکوزینولات دانه گزارش کرده‌اند (بورتون و همکاران، ۲۰۰۴).

۲-۱۶- اثر تنش خشکی بر رنگیزه‌های فتوسنتزی

۲-۱۶-۱- کلروفیل a ، b و کل

رنگیزه‌های فتوسنتزی نقش مهمی را از نظر جذب نور و تولید توان احیایی (انرژی) در گیاهان ایفا می‌کنند و شامل طیف وسیعی از رنگدانه‌های مختلف می‌باشند که به طور مستقیم و غیرمستقیم در فتوسنتز نقش داشته و از جمله مهمترین آن‌ها می‌توان به کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها اشاره کرد (جلیل و همکاران، ۲۰۰۷). کاهش رشد گیاهان زراعی در شرایط تنش خشکی به واسطه‌ی محدود شدن فتوسنتز صورت می‌گیرد. عوامل محدودکننده‌ی فتوسنتز به دو دسته عوامل روزنه‌ای که منجر به کاهش انتشار CO₂ به فضای بین سلولی در اثر کاهش هدایت روزنه‌ای می‌شوند و عوامل غیرروزنه‌ای که فتوسنتز را از طریق اثر

مستقیم کمبود آب بر فرآیندهای بیوشیمیایی فراوری کربن محدود می‌کنند، تقسیم می‌شوند. از مرحله‌ی گل‌دهی تا رسیدگی دانه، ظرفیت فتوسنتزی به ویژگی‌های برگ پرچم شامل سرعت فتوسنتز، کارایی روبیسکو، غلظت کلروفیل و مساحت برگ پرچم بستگی دارد. روبیسکو آنزیم موثر در فتوسنتز است که ۵۰ درصد پروتئین محلول برگ را تشکیل می‌دهد. بنابراین تغییر در پروتئین‌های برگ با تغییر در محتوای این آنزیم همراه است. به نظر می‌رسد که کاهش محتوای پروتئین در شرایط تنش خشکی با افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده پروتئین و نیز تجمع اسیدهای آمینه‌ی آزاد از جمله پرولین مرتبط می‌باشد. بنابراین خصوصیات بیوشیمیایی مانند محتوای اسید آمینه پرولین و پایداری کلروفیل می‌تواند به عنوان معیاری برای گزینش ارقام مقاوم به خشکی مورد استفاده قرار گیرد. تنش خشکی با کاهش سطح برگ، انسداد روزنه‌ها، کاهش فعالیت‌های پروتوپلاسمی، کاهش تثبیت دی‌اکسیدکربن و کاهش سنتز پروتئین و کلروفیل موجب کاهش فتوسنتز می‌گردد. پتانسیل آب برگ، به طور مستقیم میزان فتوسنتز را تحت تأثیر قرار می‌دهد و به طور غیرمستقیم ورود دی‌اکسیدکربن به داخل روزنه‌ها را کاهش می‌دهد. در شرایط تنش شدید تنفس، جذب دی‌اکسیدکربن، انتقال مواد فتوسنتزی و انتقال مواد خام در آوندهای چوبی به شدت تحت تأثیر قرار گرفته و کاهش قابل ملاحظه‌ای پیدا می‌کند. این در حالی است که فعالیت آنزیم‌های هیدرولیزکننده افزایش می‌یابد، کاهش مواد فتوسنتزی موجب اشباع برگ‌ها از این مواد می‌گردد که در نهایت کاهش فتوسنتز را به همراه دارد. تنش کمبود آب موجب پیری زودرس و ریزش برگ‌های پایین گیاه می‌شود. در شرایط تنش خشکی کاهش نرخ فتوسنتزی به دلیل محدودیت‌های بیوشیمیایی ناشی از کمبود آب از قبیل کاهش رنگدانه‌های فتوسنتزی به خصوص کلروفیل‌ها می‌باشد (سیدشریفی و همکاران، ۱۳۹۵).

گزارش شده است که به دنبال تنش خشکی، آناتومی برگ تغییر یافته و برگ‌ها کوچک‌تر و ضخیم‌تر می‌شوند و در نتیجه غلظت کلروفیل‌ها به ویژه کلروفیل b و کاروتنوئیدها در واحد سطح برگ بیشتر می‌شود. بدین ترتیب ممکن است میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ کمتر تحت تأثیر قرار گیرد اما میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ و کل گیاه کاهش می‌یابد (کلانتر و همکاران، ۲۰۱۴). بررسی‌ها نشان می‌دهد

که تنش کمبود آب باعث تخریب کلروپلاست‌ها می‌شود. کاهش جابجایی و جذب عناصر مورد نیاز پرمصرف و کم مصرف مانند نیتروژن و منیزیم که جزء اصلی ساختار کلروفیل‌ها می‌باشند، قدرت بازسازی کلروپلاست تخریب شده را از سلول می‌گیرد. علاوه بر این، کاهش جابجایی عناصری که از اجزای اصلی سیتوکروم‌ها هستند، باعث اختلال در کارایی و راندمان سیستم انتقال الکترون می‌گردد. بدین ترتیب تداوم این چرخه باعث کاهش فتوسنتز و عملکرد گیاه می‌شود. کاهش کلروفیل در اثر کمبود نیتروژن در گیاه ذرت نیز گزارش شده است (زیولی‌نگ و همکاران، ۲۰۱۵). کاهش رنگدانه‌های فتوسنتزی در شرایط تنش خشکی ممکن است به دلیل ناپایداری کمپلکس‌های پروتئینی و تخریب کلروفیل به وسیله افزایش فعالیت آنزیم کلروفیل‌لاز باشد (التایب، ۲۰۰۵). از دیگر دلایل کاهش مقدار کلروفیل در شرایط تنش خشکی، بازدارندگی بیوسنتز کلروفیل است (چگینی و همکاران، ۱۳۹۵). کاهش مقدار کلروفیل در گیاهان جنبه سازگاری داشته و با این کار الکترون‌های برانگیخته شده طی فرآیند فتوسنتز، کاهش و در نتیجه خسارت‌های ناشی از تشکیل رادیکال‌های آزاد اکسیژن کم می‌شود (کرامر، ۲۰۰۲). تفاوت بین ژنوتیپ‌ها را می‌توان با مقاومت آن‌ها در برابر تنش خشکی مرتبط دانست. ژنوتیپ‌هایی که مقدار کلروفیل بالاتری داشتند، مقاومت بیشتری در برابر تنش خشکی نشان دادند (گرگرسن و همکاران، ۲۰۰۷). نتایج پژوهش‌های دیگر پژوهشگران نیز نشان داد که با افزایش سطوح تنش خشکی در گیاه نخود، محتوی کلروفیل a ، b و کلروفیل کل کاهش یافت به طوری که کلروفیل b کاهش شدیدتری نسبت به کلروفیل a نشان داد (شعبان و همکاران، ۲۰۱۲). عیوضی و همکاران (۲۰۱۰) گزارش کردند بیشترین میزان کلروفیل برگ مربوط به ژنوتیپ هیبرید سینگل کراس ۷۰۴ نسبت به ارقام زودرس می‌باشد. محدودیت آبی باعث کاهش معنی‌دار مقدار کلروفیل a در مراحل سنبله‌دهی و ۲۰ روز پس از گل‌دهی در گندم شد، ولی تأثیر آن بر مقدار کلروفیل b فقط در مرحله‌ی اولیه معنی‌دار بود (احمدی و سی و سه مرده، ۱۳۸۳). به نظر می‌رسد کاهش غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش به واسطه‌ی اثر کلروفیل‌لاز، پراکسیداز و ترکیبات فنلی و در نتیجه تجزیه‌ی کلروفیل باشد. همچنین تنش شدید نسبت کلروفیل a به b را افزایش داد ولی تنش متوسط هیچ تأثیری بر روی این نسبت نداشت (ابراهیمیان و

همکاران، ۲۰۱۲). مطالعه‌ی ویژگی‌های فیزیولوژیک و زراعی کلزا در شرایط تنش خشکی نشان داد که کمبود رطوبت خاک در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی سبب کاهش ۱۳ تا ۴۵ درصدی میزان کلروفیل a و b در ارقام مختلف کلزا در مقایسه با تیمار آبیاری مطلوب شد (دین و همکاران، ۲۰۱۱). در شرایط کمبود رطوبت خاک، محتوای کلروفیل گیاه می‌تواند به منظور حفاظت در برابر خسارت نوری افزایش یابد (خان و همکاران، ۲۰۱۰).

۲-۱۶-۲- کاروتنوئیدها

کاروتنوئیدها طبقه بزرگی از مولکول‌های ایزوپرنوئیدها هستند که توسط همه‌ی اندام‌های فتوسنتز-کننده و بسیاری از اندام‌های غیرفتوسنتزی گیاه ساخته می‌شوند. کاروتنوئیدها افزون بر داشتن نقش به عنوان رنگدانه‌ی فرعی، به عنوان یک عامل آنتی اکسیدان مؤثر عمل نموده و نقش منحصر به فردی در حفاظت از فرآیندهای فتوشیمیایی و حفظ و ادامه آن‌ها ایفا می‌کنند (فاروق و همکاران، ۲۰۰۶). کاروتنوئیدها نقش حفاظتی در مقابل تنش اکسیداتیو داشته، در واقع کاروتنوئیدها از طریق فروکش کردن سریع وضعیت براگیخته‌ی کلروفیل، حفاظت نوری را انجام می‌دهند و اثرات منفی تنش را کاهش می‌دهند و به همین خاطر مقدار آن‌ها در طی تنش افزایش می‌یابد (فتحی امیرخیز، ۲۰۱۵). افزایش میزان کاروتنوئید در شرایط تنش می‌تواند ناشی از نقش حفاظتی این رنگیزه باشد. کاروتنوئیدها همچنین نور جذب شده را به کلروفیل‌ها منتقل کرده و باعث افزایش کارایی کلروفیل‌ها می‌گردند. احتمال می‌رود که این افزایش میزان کاروتنوئید بر اثر افزایش میزان تراکم ناشی از کاهش وجود آب در دسترس گیاه و زودتر مواجه شدن با تنش خشکی در این شرایط باشد (عمادی و همکاران، ۲۰۱۲). البته کاهش میزان کلروفیل در شرایط تنش خشکی می‌تواند یک جنبه‌ی سازگاری و مفید داشته باشد و با کاهش کلروفیل میزان انرژی خورشیدی جذب شده کاهش یافته و به دنبال آن خسارت‌های ناشی از تشکیل رادیکال‌های آزاد اکسیژن کاهش یابد (توکلی و همکاران، ۲۰۰۹). ستایش مهر و گنجعلی (۲۰۱۴) در بررسی واکنش گیاه دارویی شوید به تنش خشکی در

مرحله ی رشد رویشی مشاهده کردند که با افزایش تنش، میزان کاروتنوئیدها کاهش یافت. نقش اصلی کاروتنوئید جلوگیری از آسیب اکسیداتیو می باشد، در شرایط تنش مقدار کاروتنوئید کاهش یافته و نمی تواند نقش حفاظتی خود را انجام دهند، ولی کاهش آن ها نسبت به کلروفیل ها کمتر است. کاهش محتوای کاروتنوئید ظاهراً به دلیل اکسید شدن آن توسط اکسیژن فعال و تخریب ساختار آن ها است (وانگ و همکاران، ۲۰۱۲؛ بروس و همکاران، ۲۰۰۲).

۲-۱۶-۳- فلاونوئید

فلاونوئیدها نقش حفاظتی در برابر رادیکال های فعال اکسیژن دارند، زیرا قادرند تولید رادیکال های آزاد اکسیژن را مهار کنند و آن ها را جاروب نمایند (آنجوم و همکاران، ۲۰۱۱). با ایجاد تنش اکسیداتیو در گیاه، بیان ژن های آنتی اکسیدان و مسیر فنیل پروپانوئید به ویژه مسیر بیوسنتز فلاونوئیدها افزایش می یابد (وینیارد و همکاران، ۲۰۰۵). با توجه به اینکه در طول تنش خشکی، فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیالاز که آنزیم کلیدی در مسیر بیوسنتز فلاونوئیدها و آنتوسیانین ها است افزایش می یابد و موجب افزایش این ترکیبات می گردد (گوییدی و همکاران، ۲۰۰۸). به نظر می رسد که گیاهان در شرایط تنش به علت افزایش رادیکال های آزاد، ترکیبات فنلی را افزایش داده تا بتوانند واکنش های دفاعی مناسبی را در پیش گیرند. افزایش میزان فلاونوئیدها طی تنش خشکی در گیاه Cherry tomato توسط الحسن و همکاران (۲۰۱۵)، در گیاه کتان توسط قربانلی و همکاران (۱۳۹۰) گزارش شده است. در برگ های *Ligustrum vulare* تجمع پلی فنل ها، فلاونوئیدها و هیدروکسی سینامات در برابر نور و تنش خشکی مشاهده شده است. عباسپور و رضایی (۲۰۱۵) گزارش کردند که با افزایش تنش خشکی مقادیر کلروفیل a و کلروفیل b در گیاه بادرشبو کاهش یافت ولیکن مقدار فلاونوئید، آنتوسیانین و ترکیبات فنلی افزایش یافت. افزایش شدت تنش خشکی در برخی مطالعات منجر به افزایش محتوای فلاونوئیدی (باسو همکاران، ۲۰۱۰؛ یوآن و همکاران، ۲۰۱۲) اندام های گیاهی شده است.

۲-۱۶-۴- آنتوسیانین

آنتوسیانین‌ها مهمترین گروه از رنگدانه‌های طبیعی بعد از کلروفیل هستند که غیرسمی و محلول در آب بوده و در سطح وسیعی در مایع سلول‌های گیاهی وجود دارند. این رنگدانه‌های فلاونوئیدی مسئول رنگ-های قرمز، آبی و بنفش در بسیاری از میوه‌ها، سبزی‌ها و گل‌ها می‌باشند (بوچرت و همکاران، ۲۰۰۵؛ چاندراسخار، ۲۰۱۲؛ لی و همکاران، ۲۰۰۵). آنتوسیانین‌های فلاونوئیدی اثر محافظتی طی استرس خشکی دارند. همچنین افزایش سنتز این ترکیب‌ها در اثر محرک‌های متعدد محیطی نظیر حملات میکروبی، پرتوهای فرابنفش و تنش‌های فیزیکی و شیمیایی و محیطی گزارش شده است که مقدار آنتوسیانین در *Begonia semperflorens* L. در شرایط تنش افزایش یافته است. این افزایش به علت نقش حفاظت نوری آنتوسیانین به وسیله‌ی حذف مستقیم ROS در طول تنش اکسیداتیو می‌باشد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۰). آنتوسیانین‌ها دارای خاصیت آنتی اکسیدانی هستند، و به عنوان گیرنده‌ی رادیکال‌های آزاد عمل می‌کنند و گیاهان را در برابر تنش‌های اکسیداتیو محافظت می‌کنند (لین وانگ و همکاران، ۲۰۱۰)، که نه تنها رادیکال‌های آزاد را از بین می‌برند، بلکه از تولید بیشتر آن‌ها در گیاه جلوگیری می‌کنند. ثابت شده است که گیاهان با تولید و تجمع آنتوسیانین در لایه‌های اپیدرمی می‌توانند باعث کاهش اثر تنش اکسیداتیو شوند (میتلر، ۲۰۰۵؛ هر و کرس، ۲۰۰۷). آنتوسیانین‌ها از ساختارهای حساس مانند غشاها حفاظت کرده و از زوال کلروفیل جلوگیری می‌کنند (لنگ و همکاران، ۲۰۰۰). نتایج تحقیقات حشمتی و همکاران (۱۳۹۵) در گیاه گلرنک، حاجی‌بلند و همکاران (۱۳۹۳) در کلزا نشان داد که مقدار آنتوسیانین در سطوح مختلف تنش خشکی به طور یکنواخت نیست و گاهی با افزایش و یا کاهش مواجه است. بررسی بر روی بابونه نشان داد که با افزایش کمبود آب از میزان کلروفیل کاسته شد و در مقابل بر مقدار کاروتنوئید و آنتوسیانین برگ افزوده گردید (آرزمجو و همکاران، ۲۰۱۰). تحقیقات نشان می‌دهد که سنتز آنتوسیانین‌ها در شرایط تنش‌های محیطی مانند اشعه ماوراءبنفش، خشکی و درجه حرارت پایین افزایش می‌یابد و گیاه را در برابر رادیکال‌های آزاد محافظت می‌کند؛ بنابراین سنتز و تجمع آنتوسیانین در گیاه باعث افزایش تحمل گیاه به تنش‌های

محیطی از جمله خشکی می‌گردد (اسپردولی و موستاکاس، ۲۰۱۲؛ تاهکورپی، ۲۰۱۰). افزایش میزان آنتوسیانین در شرایط تنش شدید در گیاهانی چون بادرشبو (میتلر، ۲۰۰۴)، کتان (قربانلی و همکاران، ۲۰۱۲) و همیشه بهار (جعفرزاده و همکاران، ۲۰۱۳) گزارش شده است. گزارش‌ها حاکی از محتوای بالای آنتوسیانین در گیاهان بردبار به شوری موجود است (وحید و غضنفر، ۲۰۰۶). قربانلی و همکاران (۱۳۹۰) نشان دادند که در مناطقی که میزان شوری زیاد است، میزان آنتوسیانین در گیاهان بیشتر می‌شود. در بررسی تنش شوری توسط گاریگا و همکاران (۲۰۱۴) بر روی برگ گیاه توت فرنگی وحشی، افزایش آنتوسیانین در شوری بالا گزارش شده است. در واقع در تنش‌های اکسیداتیو، عمل آنتوسیانین‌ها خاموش نمودن اکسیژن فعال در برگ‌های جوان و میوه‌های در حال رشد است (کایا و ایپک، ۲۰۰۳).

۲-۱۷- اثر تنش خشکی بر صفات فیزیولوژیکی

۲-۱۷-۱- محتوای آب نسبی برگ‌ها

از میان صفات فیزیولوژی که به‌عنوان شاخص قابل استفاده برای گزینش ژنوتیپ‌های دارای تحمل به کم‌آبی شناخته شده‌اند، می‌توان به محتوای نسبی آب برگ و درجه نشت یونی یا پایداری غشای سلولی مربوط به سلول‌های آسیب دیده از تنش کم‌آبی اشاره کرد (خان و همکاران، ۲۰۱۰). محتوای آب نسبی برگ‌ها^۱ ارتباط تنگاتنگی با اندازه‌ی سلول‌ها داشته و می‌تواند نشان‌دهنده‌ی تعادل بین تأمین و از دست دادن آب در برگ‌ها باشد. بنابراین، ژنوتیپ‌هایی که در مواقع کمبود آب مقادیر بالاتری از پتانسیل آب برگ-ها و همچنین، محتوای آب نسبی را نشان می‌دهند، در برابر خشکی نیز مقاوم‌تر هستند. در بیشتر گیاهان زراعی همبستگی مثبتی بین محتوای آب نسبی و عملکرد مشاهده شده است. هنگامی که محتوای آب نسبی در حدود ۷۰ تا ۱۰۰ درصد باشد، روزنه‌ها بسته می‌شوند، ولی اثرات منفی که در گیاه ایجاد می‌گردد،

¹. Leaf Relative Water Content

برگشت‌پذیر بوده و خسارات چندانی را به‌وجود نمی‌آورد. محتوای آب نسبی ۳۵ تا ۷۰ درصد، به‌جز عوامل روزنه‌ای، بسیاری دیگر از فرآیندهای فیزیولوژیکی و متابولیکی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. در این محدوده، برگشت‌پذیری و ترمیم خسارات وارد شده پس از برطرف شدن خشکی، به‌کندی صورت گرفته و به‌شدت وابسته به توان ذاتی گیاه است. در محتوای آب نسبی کمتر از ۳۵ درصد، اغلب صدمات وارد شده بر گیاه برگشت‌ناپذیر بوده و تداوم این حالت منجر به مرگ گیاه می‌شود. توانایی حفظ محتوای آب نسبی بالا در دوران رشد زایشی گیاه از اهمیت به‌سزایی برخوردار است به‌طوری‌که، اصلاحگران این ویژگی را در انتخاب ارقام مقاوم به خشکی مدنظر قرار می‌دهند. محتوای آب نسبی تحت تأثیر رسیدگی گیاه، میزان سازگاری و شدت تنش قرار می‌گیرد. تنظیم اسمزی صورت گرفته در گیاه نیز می‌تواند بر محتوای آب نسبی تأثیرگذار باشد (هاشم و همکاران، ۱۳۹۵).

خان و همکاران (۲۰۱۰) در ارزیابی ژنوتیپ‌هایی با پتانسیل عملکرد بالا در شرایط تنش کم‌آبی با استفاده از شاخص‌های فیزیولوژی نشان دادند که تیمارهای کم‌آبیاری در مراحل گل‌دهی و خورجین دهی سبب کاهش چشمگیر محتوای نسبی آب برگ ارقام کلزا گردید. ابراهیمیان و همکاران (۲۰۱۲) گزارش نمودند که در شرایط تنش متوسط، ژنوتیپ‌هایی با محتوای نسبی آب برگ بالا می‌توانند انتخابی برای ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا باشند، یعنی ژنوتیپ‌هایی که در شرایط تنش بیشترین میزان محتوای نسبی آب را داشته باشند از نقطه نظر این صفت فیزیولوژیک، یک ژنوتیپ متحمل به خشکی به‌شمار می‌آیند. جمشیدی زیناب و همکاران (۱۳۹۴) نیز گزارش کردند که محتوای نسبی آب برگ در اثر اعمال تنش خشکی در مرحله گل‌دهی بر چهار ژنوتیپ کلزا معنی‌دار بود و بیشترین محتوای نسبی آب برگ مربوط به ژنوتیپ SLMO46 با میانگین ۷۹/۷ درصد بود. نتایج مطالعه‌ی رشیدی و همکاران (۲۰۱۲) بر روی رابطه‌ی بین تحمل به تنش خشکی با تعدادی از صفات فیزیولوژیک در ۲۲ ژنوتیپ کلزا نشان داد که مقدار رطوبت نسبی آب برگ در شرایط تنش آبی کاهش یافت. ژنوتیپی که در شرایط تنش آبی کمترین کاهش را در محتوای نسبی آب برگ داشت، توانایی بیشتری در تنظیم اسمزی تحت تنش داشت (پاسبان اسلام و همکاران،

۲۰۰۰). نصراله‌زاده اصل و همکاران (۱۳۹۶) در یک مطالعه نشان دادند که محتوای نسبی آب برگ ذرت در شرایط تنش نسبت به شرایط آبیاری نرمال ۲۰ درصد کاهش یافت. در واقع در زمان بروز تنش به دلیل کاهش آب درون سلول و کاهش فشار آماس میزان RWC کاهش می‌یابد (یاداو و همکاران، ۲۰۰۱).

۲-۱۷-۲- مقاومت روزنه‌ای

روزنه‌ها سلول‌های تخصص‌یافته‌ای هستند که تبدلات گازی صورت گرفته در گیاه را کنترل می‌کنند. این تبدلات گازی شامل از دست دادن آب از طریق تعرق و هدایت دی‌اکسید کربن به اندام‌های فتوسنتزی می‌باشد. علاوه بر گرادیان رطوبتی موجود بین برگ و محیط اطراف، مقاومت انتشاری ایجاد شده توسط روزنه‌ها نیز در تعیین میزان تعرق صورت گرفته از برگ موثر است. هنگامی که پتانسیل آب برگ‌ها کاهش می‌یابد، روزنه‌ها بسته می‌شوند. هورمون گیاهی آبسزیک اسید در بسته شدن روزنه‌ها دخیل بوده و به نظر می‌رسد حتی پیش از وقوع کاهش‌های شدید پتانسیل آب، این هورمون گیاهی میزان باز بودن روزنه‌ها را تحت تأثیر قرار دهد. بسته شدن روزنه‌ها یک واکنش سازگاری در برابر تنش خشکی است. بالا بودن مقاومت روزنه‌ای در گیاهانی که در معرض تنش قرار ندارند، یک ویژگی نامطلوب به شمار می‌رود، چرا که این امر می‌تواند بر میزان دی‌اکسیدکربن جذب شده توسط گیاه و در نتیجه بر مقادیر عملکرد به‌دست آمده تأثیرگذار باشد، اما در مناطقی که کشت گیاهان به طور کامل وابسته به بارندگی بوده و یا احتمال وقوع تنش‌های خشکی وجود دارد، هدایت روزنه‌ای می‌تواند نقش به‌سزایی در ارتقای ظرفیت مقاومتی گیاه داشته باشد. تنظیم کارآمد و دقیق هدایت روزنه‌ای موجب بهبود کارایی مصرف آب در شرایط تنش خشکی می‌شود که حتی در مواردی (به‌عنوان مثال: در خشکی‌های ملایم تا متوسط) می‌تواند منجر به حصول عملکردی معادل با گیاهان رشد کرده در شرایط بدون تنش گردد (هاشم و همکاران، ۱۳۹۵). شکوه‌فر (۲۰۱۳) و شهبابی و همکاران (۲۰۱۳) نشان دادند که تیمارهای آبیاری نرمال و تنش خشکی به ترتیب بیشترین و کمترین مقدار هدایت روزنه‌ای را دارا بودند. گیاه برای اجتناب از تنش و استفاده بهتر از مقدار آب محدودی

که در اختیار دارد، اقدام به بستن روزنه‌های خود می‌کند تا از هدر روی آب جلوگیری کند، بنابراین با شروع دوره‌ی خشکی، تا مدتی گیاه تعرق و هدایت روزنه‌ای خود را در سطح حداکثر حفظ می‌کند، ولی با تداوم دوره خشکی، اقدام به بستن روزنه‌های خود می‌نماید (چامپولیور و مرین، ۲۰۰۲). پاسبان اسلام و همکاران (۲۰۰۰) با بررسی تحمل ارقام کلزا نسبت به تنش خشکی گزارش کردند که در تنش خشکی، هدایت روزنه‌ای به طور معنی‌داری کاهش یافت و ژنوتیپ‌های با بالاترین توانایی تنظیم اسمزی در تنش خشکی، کمترین کاهش را در هدایت روزنه‌ای نشان دادند. به عبارت دیگر ژنوتیپ‌هایی که در برابر خشکی روزنه‌های خود را کمتر بسته نگه می‌دارند، در برابر شرایط نامساعد محیطی به خصوص خشکی متحمل‌تر می‌باشند. در آزمایشی روی سه ژنوتیپ نخود مشخص شد که کمبود آب به طور معنی‌داری سبب افزایش فتوسنتز خالص، مقاومت روزنه‌ای و تعرق شد (کروما، ۲۰۱۰). بنابراین قطع آبیاری و تأخیر در کاشت منجر به افزایش مقاومت روزنه‌ای شده و ارقام متحمل‌تر مقاومت روزنه‌ای کمتری نشان می‌دهند.

۲-۱۷-۳- دمای کانوپی

دمای کانوپی ارتباط مستقیمی با هدایت روزنه‌ای گیاهان دارد. در گیاهانی که هدایت روزنه‌ای بالاتری دارند، تعرق بیشتری صورت گرفته و در نتیجه گیاه خنک‌تر می‌ماند. در واقع دمای کانوپی و رابطه‌ی آن با دمای محیط اطراف، نشان‌دهنده‌ی کارایی و میزان تأثیرگذاری سیستم تعرقی در خنک نمودن گیاه در شرایط خشکی (که معمولاً با دماهای بالا نیز همراه است) می‌باشد. اندازه‌گیری دمای کانوپی معمولاً با استفاده از دماسنج‌های مادون قرمز صورت می‌گیرد. دماسنج‌های مادون قرمز می‌توانند تفاوت‌های ناچیز در دمای برگ گیاه در شرایط مزرعه و در شرایط کنترل شده را گزارش نمایند. شایان ذکر است که، جمع‌آوری داده‌ها سریع و غیرتخریبی بوده و بنابراین برای کاربرد گسترده، مناسب می‌باشند. اندازه‌گیری‌ها باید روی گیاهان تازه آبیاری شده و در روزهای بدون باد، آسمان صاف و بدون فشار بخار آب زیاد انجام گیرد. در این

شرایط، داده‌ها وقتی جمع‌آوری می‌شوند که کانوپی به میزان کافی گسترده شده و سطح خاک را پوشانده باشد (هاشم و همکاران، ۱۳۹۵).

جنسن و همکاران (۱۹۹۶) اظهار داشتند که تنش خشکی و به دنبال آن افزایش دمای کانوپی از طریق اثر بر مقاومت روزنه‌ای و ورود CO_2 به داخل برگ، موجب کاهش مقدار فتوسنتز می‌شود. با این وجود برخی از محققین بر این باورند که افزایش تولید شاخ و برگ و در دسترس بودن آب کافی می‌تواند دمای کانوپی را کاهش دهد (اوزر، ۲۰۰۳؛ رشیدی و همکاران، ۲۰۱۲). افزایش درجه‌ی حرارت کانوپی به دلیل افزایش تنفس و کاهش تعرق اتفاق می‌افتد. افزایش درجه‌ی حرارت کانوپی در مرحله‌ی پر شدن دانه اهمیت ویژه‌ای پیدا می‌کند، زیرا در زمان پر شدن دانه به دلیل افزایش تشعشع و درجه حرارت و کاهش رطوبت نسبی محیط، کاهش درجه حرارت کانوپی شرایط را برای پر شدن دانه فراهم می‌کند. با کاهش آب، روزنه‌ی گیاهان به تدریج بسته شده، تعرق کاهش یافته و دمای کانوپی افزایش می‌یابد. تعرق باعث می‌شود که درجه حرارت کانوپی به کمتر از درجه حرارت محیط تنزل پیدا کند. میزان این کاهش با هدایت روزنه‌ای ارتباط دارد که مستقیماً به وسیله‌ی مکانیزم‌های خود تنظیمی مانند متابولیت‌های فتوسنتزی و انتقال آوندی، تحت تأثیر قرار می‌گیرد. تحقیقات آرائوس و همکاران (۲۰۰۸) نشان داد هنگامی که کاهش فشار بخار بیشتری وجود دارد، کاهش دمای کانوپی رابطه بهتری را با عملکرد نشان می‌دهد (هالدر و بوراگ، ۲۰۰۴).

۲-۱۸- اثر تنش خشکی بر صفات بیوشیمیایی

۲-۱۸-۱- پرولین

پرولین اسید آمینه‌ای است که در تعدیل بسیاری از تنش‌های محیطی نظیر شوری، خشکی، فلزات سنگین، تابش ماورای بنفش و تنش اکسیداتیو موثر می‌باشد. حتی گزارش‌هایی مبنی بر تجمع پرولین در نتیجه تنش‌های زیستی نیز موجود است. همه گیاهان در شرایط تنش‌های زیستی و غیر زیستی، پرولین را در بافت‌های خود ذخیره می‌کنند، اما ذخیره آن بسته به گونه‌ی گیاهی و شدت تنش می‌تواند بین ۲ تا ۱۰۰

برابر متغیر باشد (جزی زاده و مرتضایی نژاد، ۱۳۹۶). تجمع پرولین به هنگام تنش، کارکردی چندگانه در حفاظت از گیاه دارد. نقش پرولین به عنوان یک اسمولیت آلی در محافظت از ساختارهای سلولی و پایداری پروتئین‌ها به خوبی شناخته شده است. در کنار حفاظت اسمزی، مشخص گردیده که حضور پرولین در ارتقای سیستم دفاع آنتی اکسیدانی، فعال سازی مسیرهای سم زدایی^۱، حفظ پایداری سلولی از طریق تعادل ردوکس (واکنش های اکسایشی و کاهش) و مسیرهای علامت دهی تنش ها موثر است. به علاوه، این اسمولیت به - عنوان پیش ماده ی تولید پروتئین عمل نموده و یک منبع انرژی در فرآیندهای ترمیمی پس از تنش به شمار می رود. به هنگام وقوع تنش در گیاهان، محافظت از فتوسیستم I و II و همچنین، تداوم انتقال الکترون در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی از اهمیت فوق العاده ای برخوردار است. در شرایط تنش، چرخه ی کلوین و مسیر پنتوز فسفات نیز دچار اختلال می گردد. با این حال، بیوسنتز پرولین در کلروپلاست موجب فراهم نمودن NADP^+ کافی در زنجیره ی انتقال الکترون شده و از به کار بردن اکسیژن به عنوان پذیرنده الکترون و تولید گونه های فعال اکسیژن ممانعت به عمل می آورد (سیدشریفی و همکاران، ۱۳۹۵). تجمع پرولین در گیاهان در تنش به واسطه سنتز پرولین و غیر فعال شدن تخریب آن است. افزایش محتوای پرولین در شرایط تنش باعث محافظت غشای سلولی، پروتئین ها، آنزیم های سیتوپلاسمی و مهار گونه های فعال اکسیژن و حذف رادیکال های آزاد می گردد (قربانلی و همکاران، ۲۰۱۳؛ لیانگ و همکاران، ۲۰۱۳). بنابراین از جمله پاسخ های گیاهان در برابر این تنش، افزایش سطح پرولین و القای فعالیت آنزیم های ضد اکسیداسیون می - باشد. همچنین مطالعات انجام شده توسط الکسیوا و همکاران (۲۰۰۱) در نخودفرنگی، سیدیکو و همکاران (۲۰۱۵) در باقلا و الله مرادی و همکاران در عدس (۲۰۱۳) نشان داد که تنش خشکی باعث افزایش معنی دار در مقدار پرولین می شود. مقدار زیاد یا کم پرولین نمی تواند به عنوان یک معیار مقاومت و برتری در بین ژنوتیپ ها باشد (ابراهیمیان و بایبوردی، ۲۰۱۲). در گزارشی از مفاخری و همکاران (۲۰۱۰) در مورد اعمال تنش خشکی بر ارقام نخود، میزان پرولین در هر دو سطح تنش متوسط و شدید افزایش معنی داری نشان

¹. Detoxification

داد. در تحقیقی دین و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که مقدار پرولین اندازه‌گیری شده در ارقام مختلف آفتابگردان و کلزا در شرایط تنش خشکی نسبت به آبیاری نرمال افزایش نشان داد. لطفی و همکاران (۲۰۱۴) بیان کردند که مقدار پرولین در بوته‌های کلزا تحت شرایط تنش خشکی در مقایسه با شرایط نرمال افزایش یافت. یاداو (۲۰۰۱) نیز در این رابطه بیان داشتند که افزایش تجمع پرولین در ارقام متحمل به خشکی بسیار چشمگیرتر از ارقام حساس به خشکی است و این امر با افزایش تحمل به خشکی و سازگاری گیاه با شرایط خشک ارتباط نزدیکی دارد.

۲-۱۸-۲- کربوهیدرات‌های محلول

تنظیم اسمزی به عنوان یکی از سازوکارهای سازگاری گیاه در برابر تنش خشکی در نظر گرفته شده است. تنظیم اسمزی از طریق تجمع مواد محلول می‌تواند منجر به حفظ تورژسانس سلول‌ها و فرآیندهای وابسته به آن در پتانسیل‌های پایین آب می‌شود. کربوهیدرات‌ها به عنوان تنظیم کننده‌های اسمزی نقش اصلی در متابولیسم گیاه دارند و در واکنش به تنش‌های غیرزنده شرکت می‌کنند. اثر تنش خشکی بر روی کربوهیدرات‌ها به گونه و بافت گیاهی بستگی دارد. قندهای محلول به عنوان یک محافظت کننده‌ی اسمزی در پایداری از پروتئین‌ها و غشای سلولی نقش دارند (یانگ و میو، ۲۰۱۰). در اثر تنش خشکی، نشاسته تجزیه شده و قسمتی یا تمامی آن از بافت‌های گیاهی ناپدید می‌گردد. کاهش میزان نشاسته در نتیجه افزایش فعالیت آمیلاز می‌باشد که پس از آن مقدار قندهای محلول افزایش پیدا می‌کند (ما و همکاران، ۲۰۰۶). اگلی و برودان (۲۰۰۴) گزارش کردند که تنش خشکی در زمان پر شدن دانه‌ی سویا، تغییری در غلظت فروکتوز و گلوکز برگ‌ها ایجاد نمی‌کند در صورتی که تحقیقات لیو و همکاران (۲۰۰۴) نشان داد که تنش خشکی باعث افزایش فروکتوز و گلوکز در برگ‌ها، گل‌ها و خورجین‌های سویا گردید. در شرایط تنش افزایش کربوهیدرات‌های محلول در آب باعث حفظ تورژسانس سلول‌های برگ، حفاظت غشای سلولی و جلوگیری از تخریب پروتئین‌ها می‌شود، همچنین از طریق تأمین انرژی مورد نیاز گیاه از مرگ حتمی آن

جلوگیری می‌کند (زو و همکاران، ۲۰۰۸). در شرایط تنش خشکی با کاهش مقدار آب قابل دسترس، فتوسنتز کاهش یافته و متعاقب آن تولید ماده خشک گیاه نیز کاهش می‌یابد. کاهش ساکارز در برگ‌ها در شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد میزان سنتز ساکارز کاهش یافته و توزیع آن نیز دچار اختلال شده است. اگرچه این وقایع به گونه‌ی گیاهی، مدت زمان تنش، مرحله‌ی رشدی اعمال تنش و شدت تنش بستگی دارد (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). کلودیا و همکاران (۲۰۱۲) در بررسی اثر تنش خشکی روی غلظت کربوهیدرات‌های لوبیا دریافتند که تنش خشکی در مرحله‌ی گل‌دهی در لوبیا به مدت ۶ و ۱۰ روز باعث افزایش میزان گلوکز (۷۸/۶ و ۱۹۶ درصد) و فروکتوز (۱۹۰ و ۲۳۳ درصد) در برگ‌های بالغ می‌گردد، در صورتی که غلظت ساکارز ۷۰ درصد کاهش می‌یابد. قندهای محلول دسته دیگری از محافظت کننده‌های اسمزی هستند. در پاسخ به تنش خشکی وضعیت کربوهیدرات در برگ‌ها شروع به تغییر می‌کند و این امر ممکن است به عنوان یک سیگنال متابولیک انجام وظیفه نماید. بنابراین تعیین میزان قندهای محلول ممکن است روشی مفید در انتخاب گونه‌های مقاوم به شوری و خشکی باشد (پاگتر و همکاران، ۲۰۰۵). بروجردنیا و همکاران (۱۳۹۵) در تحقیقی اثر تنش خشکی را بر برخی صفات فیزیولوژیک لوبیا مورد بررسی قرار دادند. آن‌ها گزارش کردند که با افزایش شدت تنش، میزان کربوهیدرات‌های محلول کل به طور معنی‌داری افزایش نشان داد. عبدلی و همکاران (۲۰۱۳) در بررسی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی ارقام پیشرفته گندم نان در شرایط تنش کم‌آبی پس از گرده افشانی، نشان دادند که تنش کم‌آبی تأثیر معنی‌داری بر کربوهیدرات محلول در ساقه‌ی ارقام گندم نداشت. البته شایان ذکر است که مقدار کربوهیدرات محلول در ساقه در شرایط آبیاری نرمال (۱۱۹ میلی‌گرم در گرم وزن خشک) بیشتر از شرایط تنش خشکی بود (۱۰۸ میلی‌گرم در گرم وزن خشک).

۲-۱۹- صدمات اکسیداتیو و شاخص‌های پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن

۲-۱۹-۱- آنزیم سوپراکسید دیسموتاز

آنزیم سوپراکسیددیسموتاز، اولین ماده‌ی تولید شده از احیای یک ظرفیتی اکسیژن است که رادیکال سوپراکسید را از بین می‌برد (آلسچر و همکاران، ۲۰۰۲). سوپراکسیددیسموتاز قادر است دو مولکول سوپر-اکسید را به پراکسید هیدروژن و اکسیژن تبدیل نماید، در مرحله‌ی بعد پراکسید هیدروژن توسط پراکسیدازها، کاتالاز و دیگر آنتی اکسیدان‌ها حذف می‌گردد (سرواجیت و نارندرا، ۲۰۱۰). طی تنش خشکی فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان کاتالاز و سوپراکسیددیسموتاز افزایش معنی‌داری یافته که سازوکاری مؤثر برای پاکسازی گونه‌های اکسیژن فعال و کاهش خسارت اکسیداسیونی به نخود در این شرایط است و این ویژگی از خصوصیات بیوشیمیایی مفید برای شناسایی ارقام مقاوم می‌باشد (آواری و همکاران، ۲۰۱۷). در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط بدون تنش، افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز به میزان ۲۳/۲ درصد و فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز به میزان ۴۲/۲ درصد در گیاه نخود گزارش شده است (شوریابی و همکاران، ۲۰۱۲). تنش خشکی باعث افزایش محتوای پراکسید هیدروژن و سایر گونه‌های اکسیژن فعال و افزایش پراکسیداسیون لیپیدی شده و این مسئله موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسیددیسموتاز می‌گردد و در ارقام نخود مقاوم به تنش خشکی، مقادیر پراکسید هیدروژن و میزان پراکسیداسیون لیپیدی به میزان کمتر و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان به میزان بیشتری دیده می‌شود (پاتل و همان‌تارنجان، ۲۰۱۲). تنش خشکی بر روی سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسیددیسموتاز تأثیر معنی‌داری را از خود بر جای گذاشته و موجب افزایش قابل ملاحظه‌ی فعالیت این آنزیم‌ها می‌شود (میرزایی و همکاران، ۲۰۱۳؛ یارنیا، ۲۰۱۵؛ حسین‌زاده و همکاران، ۲۰۱۵؛ خان و همکاران، ۲۰۱۹)، این خصوصیت را می‌توان به عنوان معیاری برای مقاومت گیاه به خشکی در نظر گرفته (پاتل و همکاران، ۲۰۱۱) و افزایش فعالیت این آنزیم‌ها در شرایط تنش خشکی نقش ضروری را برای محافظت از گیاه نخود بازی می‌کنند (مفاخری و همکاران، ۲۰۱۱). افزایش رادیکال‌های آزاد مثل سوپراکسید، نتیجه مواجهه‌ی گیاه با تنش‌های محیطی از جمله خشکی است. در این راستا واکنش بعدی گیاه سنتز و فعالیت بیشتر آنزیم سوپراکسیددیسموتاز در جهت خنثی‌سازی هر چه بیشتر آنیون مخرب

سوپراکسید است. بنابراین مکانیسم‌هایی در گیاه که باعث تنش اکسیداتیو می‌شوند، می‌توانند نقش مهمی در سازگاری گیاه به محیط‌های دارای تنش ایفا نمایند (سایرام و همکاران، ۲۰۰۲). رادی و همکاران (۲۰۱۲) در پژوهشی که بر روی بهبود افزایش عملکرد جو در شرایط تنش کمبود آب انجام دادند، گزارش کردند که با اعمال تنش خشکی فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز افزایش معنی‌داری از خود نشان دادند. بسیاری از پژوهشگران سوپراکسید دیسموتاز را قوی‌ترین آنتی اکسیدانت شناخته شده می‌دانند که می‌تواند بسیاری از گیاهان را در مقابل حمله‌ی رادیکال‌های آزاد اکسیژن ایمن نگه دارد و سبب پایداری گیاه در برابر بسیاری از تنش‌های محیطی شود.

۲-۱۹-۲- آنزیم آسکورات پراکسیداز

آسکورات پراکسیداز از ترکیبات کلیدی سیستم آنتی‌اکسیدانی در گیاهان عالی هستند. حساسیت زیاد آسکورات پراکسیداز به غلظت پراکسید هیدروژن و توانایی افزایش فعالیت آن در پاسخ به تنش‌ها از دلایلی است که نشان می‌دهد این آنزیم نه تنها فقط آنتی‌اکسیدانی کلیدی است بلکه کنترل کننده‌ی میزان پراکسید هیدروژن بر فرآیند پیام‌رسانی است (میتلر و پولوس، ۲۰۰۵). آسکورات پراکسیدازها یکی از مهمترین آنزیم‌های دفاعی هستند که نقش بسیار مهمی را در جمع‌آوری و احیای کامل پراکسید هیدروژن دارند. با فعالیت این آنزیم، پراکسید هیدروژن به آب تبدیل می‌شود (بلوخینا و همکاران، ۲۰۱۰). عباسی و همکاران (۱۳۸۹) کاهش فعالیت آنزیم آسکورات پراکسیداز را در گیاه گندم در شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند. آن‌ها اذعان نمودند که این کاهش سبب افزایش میزان خسارت‌زایی انواع اکسیژن فعال می‌شود که دلیل آن را افزایش پراکسید هیدروژن ذکر کردند. لازم به ذکر است که در مقادیر بالای پراکسید هیدروژن فعالیت برخی از آنزیم‌های چرخه‌ی کالوین نظیر ریبولوز ۵-فسفات کیناز و بی‌فسفاتازها و آیزویم آنزیم سوپراکسید دیسموتاز نیز متوقف می‌شود. همچنین طبق اظهار نظر حیدری و همکاران (۲۰۰۹) در گیاه سورگوم افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم آسکورات پراکسیداز در شرایط تنش خشکی متوسط، عامل اصلی

مقاومت گیاه به تنش و کاهش اثرات سوء تنش گردید. بذرافشان و احسان زاده (۲۰۱۶) پاسخ هفت ژنوتیپ کنگد را به سه سطح شوری (صفر، ۳۰ و ۶۰ میلی مولار کلرید کلسیم) در محیط آبکشت بررسی کردند. نتایج آن‌ها نشان داد که با افزایش شوری از سطح شاهد به سطح ۶۰ میلی مولار میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، گلوتاتیون ردوکتاز و سوپراکسید دیسموتاز در ژنوتیپ‌های مورد بررسی افزایش یافت.

۲-۱۹-۳- آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز

آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز یکی از آنزیم‌های مسیر گلوتاتیون-آسکوربات است که با مصرف NADPH به عنوان دهنده‌ی الکترون باعث احیاء گلوتاتیون می‌شود (بایلی، ۲۰۰۴). گلوتاتیون ردوکتاز آنزیمی است که حالت احیا کننده گلوتاتیون (GSH) را از طریق چرخه‌ی آسکوربات-گلوتاتیون حفظ کرده و نقش حیاتی در حفاظت از گروه سولفیدریل داشته و به عنوان سوبسترای گلوتاتیون-اس-ترانسفراز است. علاوه بر این گلوتاتیون ردوکتاز با حفظ ذخیره‌ی گلوتاتیون درون سلولی به حالت احیا کننده با سوپراکسید و رادیکال هیدروکسیل واکنش می‌دهد و باعث از بین رفتن رادیکال آزاد می‌شود (پیرزادا و همکاران، ۲۰۱۲). گلوتاتیون ردوکتاز نقشی کلیدی در احیاء پراکسید هیدروژن به آب از طریق مسیر آسکوربات-گلوتاتیون به نام چرخه هالیول-آسادا ایفا می‌کند (بایلی، ۲۰۰۴). افزایش فعالیت این آنزیم نیز در مطالعات مربوط به گیاه عدس گزارش شده است (برنده و همکاران، ۲۰۱). چرخه‌ی گلوتاتیون دارای یک نقش مهم در ایجاد سیستم دفاعی در برابر تنش اکسیداتیو می‌باشد و افزایش فعالیت آنزیم‌های آن در شرایط تنش سبب حداقل شدن اثرات تنش اکسیداتیو می‌شود (خان و همکاران، ۲۰۱۹). نتایج بسیاری از تحقیقات نیز نشان می‌دهد که فعالیت این آنزیم‌ها در برگ‌های ارقام حساس و متحمل به شوری بسیاری از گونه‌های گیاهی افزایش می‌یابد (بور و همکاران، ۲۰۰۳؛ دمیرال و ترکان، ۲۰۰۵). اگر چه این افزایش فعالیت آنزیمی در ارقام متحمل به شوری بیشتر از ارقام حساس گزارش شده است (مرادی و همکاران، ۲۰۰۷؛ شلاتا و همکاران، ۲۰۰۱). تنش

خشکی فعالیت گلوکاتایون ردوکتاز را در برگ‌های *P.hussknehti* به طور معنی‌داری کاهش داد. کاهش فعالیت گلوکاتایون ردوکتاز توسط تیمارهای تنش خشکی در نتیجه‌ی ممانعت از بیان ژن یا ناشی از تجزیه غیرطبیعی یا غیرفعال شدن این پروتئین می‌باشد (کاوالکانتی و همکاران، ۲۰۰۷).

۲-۱۹-۴- مالون دی‌آلدئید

در زمان تنش خشکی میزان تشکیل رادیکال‌های آزاد افزایش می‌یابد که منجر به تنش اکسیداتیو و در نهایت آسیب به بافت‌های گیاهی می‌گردد. هنگامی که تنش اکسیداتیو رخ می‌دهد پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع و لیپیدها افزایش می‌یابد و در اثر حمله رادیکال‌های آزاد به لیپیدها، آلدئیدهای گوناگونی از جمله مالوندی‌آلدئید تولید می‌شود غلظت مالوندی‌آلدئید به عنوان یکی از شاخص‌های اصلی تنش اکسیداتیو محسوب می‌گردد (پور اسماعیل، ۱۳۸۵). مالوندی‌آلدئید همانند نشت یونی به عنوان شاخص آسیب غشایی برای اندازه‌گیری غیرمستقیم انسجام سلولی مورد توجه قرار گرفته و می‌تواند کاهش انسجام غشای سلولی و وقوع آسیب سرمازدگی را در محصولات نشان دهد (سلیمانی اقدم و همکاران، ۱۳۹۳). یادگاری و همکاران (۲۰۰۷) گزارش کردند که در گیاه سویا تنش سرما (۴ درجه سانتی‌گراد) سبب افزایش مالوندی‌آلدئید شد. میزان مالوندی‌آلدئید در شرایط تنش کم‌آبی افزایش می‌یابد اما این افزایش در ارقام متحمل بسیار کمتر از ارقام حساس است (یاداو، ۲۰۰۱). سیف‌زاده و رشیدی (۲۰۱۱) در بررسی واکنش ارقام چغندر قند به سطوح تنش کم‌آبی از نظر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی اعلام داشتند که تنش کم‌آبی به واسطه تولید گونه‌های فعال اکسیژن سبب ایجاد تنش اکسیداتیو و خسارت به غشای سلولی شده که منجر به تولید مالون دی‌آلدئید در گیاهان می‌گردد. در بررسی رشیدی و همکاران (۲۰۱۲) ارتباط بین برخی صفات فیزیولوژیکی (محتوی نسبی آب برگ، درصد نشت الکترولیت از غشای سلول و میزان مالوندی‌آلدئید) با تحمل به تنش کم‌آبی در ژنوتیپ‌های کلزا مورد بررسی قرار گرفت. نتایج حاصله نشان داد که قطع آبیاری از مرحله گل‌دهی به بعد باعث افزایش چشمگیر و سریع مالوندی‌آلدئید در ارقام مورد بررسی

و به خصوص ارقام حساس به کم‌آبی شد. علت این امر به واسطه تولید گونه‌های فعال اکسیژن و خسارت آن - ها به غشاء سلولی باشد (رشیدی و همکاران، ۲۰۱۲).

۲-۱۹-۵- دی تیروزین

رادیکال‌های آزاد اکسیژن به پروتئین‌ها حمله کرده و باعث تغییرات جزئی در مکان‌های مخصوص اسیدهای آمینه، تجزیه زنجیره پپتیدی می‌شوند. حساسیت اسیدهای آمینه یک پپتید به حمله اکسایشی متفاوت است و فرم‌های گوناگون اکسیژن فعال شده از نظر پتانسیل واکنش‌پذیری، با هم فرق می‌کنند (قوژدی، ۱۳۸۴). زمانی که تنش اکسیداتیو ایجاد می‌شود، رادیکال‌های آزاد، باعث تخریب پروتئین‌ها شده، اسیدهای آمینه مختلف آزاد می‌شوند و از اتصال دو اسید آمینه تیروزین از محل اکسیژن‌هایشان، یک دی-پپتید بنام دی تیروزین ایجاد می‌گردد که این ماده نشانه‌ای از حمله رادیکال‌های آزاد در هنگام تنش خشکی به پروتئین‌ها و تخریب آن‌ها می‌باشد (قوژدی، ۱۳۸۴). ریورو و همکاران (۲۰۰۹) دریافتند که در گیاهان روغنی به خصوص آفتابگردان محلول‌پاشی سلنیوم تأثیر معنی‌دار در افزایش مقاومت گیاه در برابر تنش خشکی ایفا می‌کند، به طوری که در این شرایط میزان فعالیت گلوتاتیون پراکسیداز و شاخص‌های مالوندی‌آلدئید، تیروزین و دی‌هیدروکسی‌گوانوزین افزایش می‌یابد. تحقیقات پوراسماعیل (۱۳۸۵) نشان می‌دهد که در هر سه ژنوتیپ لوبیای مورد آزمایش با کاهش میزان آب، میزان تولید دی تیروزین نیز افزایش می‌یابد. بین دی تیروزین با آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت کاتالاز، گلوتاتیون پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز یک همبستگی مثبت و معنی‌دار مشاهده می‌شود در حالی که بین این ماده با سایر صفات زراعی، یک همبستگی منفی ملاحظه شد که می‌توان چنین توجیه نمود که با افزایش تنش، تخریب پروتئین به دلیل افزایش رادیکال‌های آزاد اکسیژن افزایش می‌یابد. با توجه به این که یکی از محل‌های اصلی تولید رادیکال‌های آزاد کلروپلاست‌ها می‌باشند، مسلماً بر روی فتوسیستم‌های I و II در نتیجه فتوسنتز گیاه اثر گذاشته و در نهایت سبب کاهش صفات زراعی (عملکرد و اجزاء عملکرد) و همچنین صفات فیزیولوژیک می‌شود. از طرفی بین

مالون دی‌آلدئید و دی‌تیروزین هم یک همبستگی معنی‌دار و مثبت ملاحظه می‌شود مسلماً با افزایش سطح رادیکال‌ها، تخریبات لیپیدها و به موازات آن تخریب پروتئین‌ها زیاد شده و سبب افزایش غظت این دو ماده می‌شود (پوراسماعیل، ۱۳۸۵).

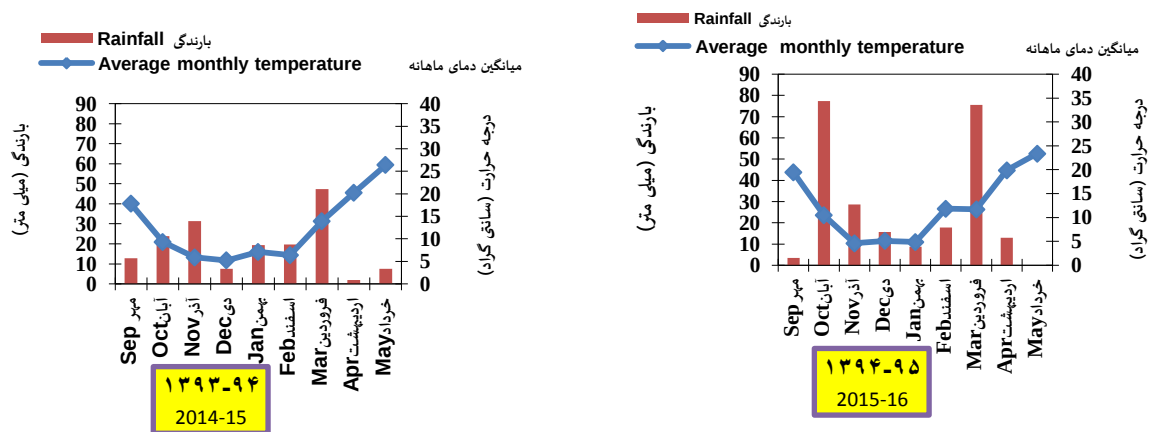
فصل سوم : روش اجرای تحقیق

۳-۱- زمان اجرا و موقعیت جغرافیایی محل اجرای آزمایش

این پژوهش در سال‌های زراعی ۱۳۹۳-۹۴ و ۱۳۹۴-۹۵ در مزرعه‌ی ۴۰۰ هکتاری موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه‌ی نهال و بذر کرج با طول جغرافیایی 51° و 6° شرقی و عرض جغرافیایی 35° و 49° شمالی و ارتفاع ۱۳۲۱ متر از سطح دریا انجام شد.

۳-۲- وضعیت اقلیمی محل اجرای آزمایش

این منطقه براساس آمار آب و هوایی و منحنی آمبروترمیک به دلیل داشتن ۱۵۰ تا ۱۸۰ روز خشک، جزء مناطق آب و هوایی مدیترانه‌ای گرم و خشک و با داشتن زمستان سرد و مرطوب و تابستان گرم و خشک جزء رژیم رطوبتی خشک محسوب می‌شود. براساس اطلاعات ۳۰ ساله هواشناسی کرج، متوسط بارندگی منطقه ۲۴۳ میلی‌متر در سال است. ریزش باران عمدتاً در اواخر پاییز و اوایل بهار رخ می‌دهد. میانگین حداکثر درجه حرارت سالانه در تیرماه، ۲۸ درجه‌ی سانتی‌گراد و میانگین حداقل درجه‌ی حرارت، یک درجه‌ی سانتی‌گراد در دی‌ماه اتفاق می‌افتد. متوسط درجه‌ی حرارت منطقه در یک دوره ۳۰ ساله برابر $13/5$ درجه‌ی سانتی‌گراد و درجه حرارت خاک، $14/5$ درجه‌ی سانتی‌گراد می‌باشد. آمار هواشناسی محل آزمایش در طی دو سال زراعی در شکل ۳-۱ ارائه شده است.



شکل ۳-۱. تغییرات میانگین دما و بارندگی ایستگاه هواشناسی کرج در سال‌های زراعی ۱۳۹۳-۹۵.

۳-۳- مشخصات خاک محل آزمایش

در این آزمایش از نقاط مختلف خاک مزرعه در دو عمق ۳۰-۰ و ۶۰-۳۰ سانتی متری نمونه برداری صورت گرفت و نمونه‌ها جهت تعیین خواص فیزیکوشیمیایی به آزمایشگاه منتقل شدند (جدول ۱-۳).

جدول ۱-۳. مشخصات خاک مزرعه آزمایش در دو سال زراعی.

۱۳۹۴-۹۵		۱۳۹۳-۹۴		مشخصات
عمق خاک				
۳۰ - ۶۰	۰-۳۰	۳۰ - ۶۰	۰-۳۰	
۲۷	۲۹	۲۵	۲۸	درصد رس
۴۶	۴۵	۴۹	۴۷	درصد سیلت
۲۷	۲۶	۲۶	۲۵	درصد شن
رسی لومی	رسی لومی	رسی لومی	رسی لومی	بافت خاک
۱/۱۵	۱/۳۳	۱/۲۴	۱/۴۵	هدایت الکتریکی(دسی‌زیمنس بر متر)
۷/۴	۷/۸	۷/۲	۷/۹	pH
۸/۴۶	۸/۲۵	۸/۶۸	۸/۵۶	درصد مواد خنثی شونده
۳۷	۳۵	۳۸	۳۶	درصد رطوبت گل اشباع
۰/۹۶	۰/۸۳	۰/۹۹	۰/۹۱	کربن آلی(درصد)
۰/۰۶	۰/۰۸	۰/۰۷	۰/۰۹	نیتروژن کل(درصد)
۱۵/۳	۱۴/۲	۱۵/۸	۱۴/۷	فسفر قابل جذب(میلی گرم بر کیلوگرم)
۱۴۸	۱۶۵	۱۵۵	۱۹۷	پتاسیم قابل جذب(میلی گرم بر کیلوگرم)

۳-۴- مشخصات آماری طرح آزمایشی

به منظور بررسی اکوفیزیولوژیکی واکنش ارقام و هیبریدهای جدید کلزا به تنش خشکی انتهای فصل رشد، آزمایشی به صورت فاکتوریل اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سال‌های زراعی ۱۳۹۳-۹۴ و ۱۳۹۴-۹۵ در منطقه‌ی کرج انجام شد. در این آزمایش، تیمارها شامل: ۱- تاریخ کاشت در دو سطح: ۲۰ مهر (کشت معمول) و ۵ آبان (کشت تأخیری) ۲- آبیاری در دو سطح: آبیاری نرمال (آبیاری کامل) و تنش خشکی (قطع آبیاری از مرحله خورجین‌دهی به بعد) ۳- ارقام و هیبریدهای

پاییزه کلزا شامل: نپتون^۱، الویس^۲، اکاپی^۳، تاسیلو^۴، GKH3705^۷، GKH0224^۵، GKH2624^۶، در ۷ سطح مورد بررسی قرار گرفتند. تیمار تاریخ کاشت و آبیاری به صورت فاکتوریل در کرت‌های اصلی و ارقام و هیبریدهای پاییزه کلزا در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. بذور ارقام مورد بررسی از بخش تحقیقات دانه‌های روغنی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شد که مشخصات این ژنوتیپ‌ها در جدول ۳-۲ آورده شده است.

جدول ۳-۲. اسامی و مشخصات ژنوتیپ‌های مورد کاشت

ردیف	ژنوتیپ	وضعیت گرده‌افشانی	منشأ	تیپ رشد
۱	Neptune	هیبرید	فرانسه	زمستانه
۲	Elvise	هیبرید	فرانسه	زمستانه
۳	Okapi	آزاد گرده‌افشان	فرانسه	زمستانه
۴	Tassilo	هیبرید	آلمان	زمستانه
۵	GKH0224	هیبرید	مجارستان	زمستانه
۶	GKH2624	هیبرید	مجارستان	زمستانه
۷	GKH3705	هیبرید	مجارستان	زمستانه

۳-۵- عملیات زراعی

۳-۵-۱- آماده‌سازی زمین

به منظور آماده‌سازی زمین، قبل از اجرای آزمایش در مهرماه سال اول و دوم زمین به وسیله‌ی گاو- آهن برگردان‌دار شخم زده شد. سپس برای خردشدن کلوخه‌ها و همچنین یکنواخت شدن وضعیت خاک مزرعه، زمین مذکور دیسک و ماله زده شد. براساس نتایج خاک و توصیه‌ی کودی (۳۵۰ کیلوگرم در هکتار اوره، ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار سوپرفسفات تریپل و ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم)، اقدام به

1: Neptune
2: Elvise
3: Okapi

کودپاشی (یک سوم از کود نیتروژنه و تمامی کود فسفره و پتاسه مورد نیاز) و پخش علف‌کش ترفلان به میزان ۲/۵ لیتر در هکتار قبل از کاشت به طور یکنواخت در سطح مزرعه گردید به وسیله‌ی دیسک سبک، کود و علف‌کش با خاک مخلوط گردید. پس از تسطیح زمین با استفاده از لولر، جوی و پشته‌ها توسط فاروئر ایجاد شد. پس از ایجاد شیارهایی به عمق ۱/۵ سانتی‌متر، بذرهای کلزا کشت شدند. هر کرت آزمایشی شامل ۶ خط ۶ متری با فاصله‌ی خطوط ۳۰ سانتی‌متر و فاصله‌ی بوته روی خط کاشت، ۵ سانتی‌متر بود که ۲ خط کناری به عنوان حاشیه در نظر گرفته شد و ۴ خط میانی آن برای تعیین صفات مورد آزمایش و جهت انجام نمونه‌برداری‌ها در نظر گرفته شد. جهت دستیابی به تراکم مطلوب در مرحله ۲ تا ۴ برگی بوته‌های اضافی حذف شده و فاصله‌ی بوته‌ها براساس ۵ سانتی‌متر تنظیم گردید. به منظور استفاده بهینه از نیتروژن، بقیه‌ی کود نیتروژنه مورد نیاز به صورت سرک در دو مرحله‌ی شروع ساقه رفتن (نیمه اول اسفند) و ظهور اولین غنچه‌های گل (نیمه اول فروردین ماه) مصرف شد. پس از اجرای آزمایش مطابق نقشه کاشت، سبز شدن و استقرار گیاهچه، عملیات داشت شامل کنترل آفات به ویژه شته مومی با استفاده از سم متاسیستوکس (۱/۵ لیتر در هکتار) در دهه‌ی اول و سوم اسفند ماه و به فاصله‌ی ۱۵ روز (بین مراحل ساقه‌دهی و غنچه‌دهی) صورت گرفت.

۳-۵-۲- کاشت

پس از آماده شدن زمین طبق نقشه‌ی کاشت، اقدام به کشت گردید. این کار در دو سال زراعی ۱۳۹۳ و ۱۳۹۴ در تاریخ‌های ۱۵ مهر ماه و ۵ آبان ماه هر سال صورت گرفت. کاشت به صورت هیرم‌کاری و به صورت دستی براساس ۴ کیلوگرم بذر در هکتار انجام گرفت. برای تنظیم تراکم بوته در مرحله‌ی ۲-۴ برگی، اقدام به تنک کردن و حذف بوته‌های اضافی گردید طوری که فاصله ۵ سانتی‌متری بوته‌ها روی خطوط کاشت حفظ گردید و در نهایت تراکم ۶۷ بوته در مترمربع حاصل گردید.

۳-۵-۳- داشت

کلیه‌ی عملیات مربوط به داشت به جز آبیاری، به صورت یکسان و بر اساس عرف منطقه انجام شد. دور آبیاری براساس ۸۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A در نظر گرفته شد و مقدار آب مصرفی در هر بار آبیاری ۸۰ درصد آب تبخیر شده بود. میزان آب ورودی به مزرعه آزمایش، با کنتور اندازه‌گیری شد. تعداد دفعات آبیاری در تاریخ کشت معمول در شرایط آبیاری کامل و قطع آبیاری از مراحل خورجین‌دهی به بعد به ترتیب ۸ و ۶ مرتبه و در کشت تأخیری به ترتیب ۶ و ۴ مرتبه بود. همچنین میزان آب مصرفی در تیمارهای مذکور در تاریخ کشت معمول به ترتیب برابر با ۵۱۲۰، ۳۸۴۰ متر مکعب‌هکتار و در کشت تأخیری به ترتیب برابر با ۳۸۴۰ و ۲۵۶۰ مترمکعب‌هکتار بود. در طول دوره‌ی رشد، کنترل شایع‌ترین علف‌های هرز منطقه که خاکشیر (*Descurainia Sophia*) و جو وحشی (*Hordeum Spp.*) بودند به صورت وجین‌دستی در چند مرحله صورت گرفت.

۳-۵-۴- برداشت

زمانی که ۸۰ درصد بوته‌ها رسیدند اقدام به برداشت گردید (یعنی رنگ بوته‌ها به قهوه‌ای متمایل شد). از مجموع ۶ خط کاشته شده، ۲ خط کناری به عنوان حاشیه حذف گردید و همچنین نیم متر از بالا و پایین چهار خط کشت باقی مانده نیز حذف گردید. بوته‌های این ۴ خط کشت، به وسیله‌ی دست کف بر شدند و برای رسیدن به رطوبت ۱۲ درصد و خشک شدن نهایی، به مدت ۱ هفته در هوای آزاد قرار گرفتند. سپس این بوته‌ها با ترازو وزن شدند و بدین صورت عملکرد بیولوژیکی در واحد هکتار محاسبه گردید، سپس به وسیله‌ی کمباین اقدام به خارج کردن دانه‌ها از خورجین‌های بوته‌های برداشت شده گردید و با وزن کردن دانه‌ها، عملکرد دانه در هکتار محاسبه گردید.

۳-۶- اندازه‌گیری صفات زراعی و مورفولوژیک

با رسیدن گیاهان به مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی (متوسط حدود ۱۰ روز قبل از رسیدگی قابل برداشت)، تعداد ۱۰ بوته به طور تصادفی از چهار خط میانی هر کرت انتخاب گردید و صفات ارتفاع بوته، قطر ساقه، تعداد شاخه در بوته، تعداد خورجین در ساقه‌ی اصلی، تعداد خورجین در شاخه‌ها، تعداد خورجین در بوته، طول خورجین اصلی، طول خورجین فرعی، طول خورجین، تعداد دانه در خورجین اصلی، تعداد دانه در خورجین فرعی، تعداد دانه در بوته ... اندازه‌گیری شدند.

۳-۶-۱- ارتفاع بوته

از هر کرت آزمایشی، ۱۰ بوته به طور تصادفی انتخاب شد و ارتفاع هر کدام از آن‌ها از محل یقه تا انتهای گل آذین با استفاده از خط‌کش بر حسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شدند و میانگین آن‌ها به عنوان ارتفاع بوته ثبت شد.

۳-۶-۲- قطر ساقه

با استفاده از کولیس با دقت یک درصد، از ۱۰ بوته‌ی مورد نظر از گره سوم از سطح زمین، قطر ساقه در آن‌ها اندازه‌گیری شد و میانگین آن‌ها به عنوان قطر ساقه ثبت شد.

۳-۶-۳- تعداد شاخه در بوته

پس از تعیین ارتفاع و قطر بوته، تعداد شاخه‌هایی که مستقیماً از ساقه اصلی ۱۰ بوته مذکور منشعب شده بودند، نیز شمارش گردید و میانگین آن‌ها به عنوان تعداد شاخه در بوته منظور گردید.

۳-۶-۴- تعداد خورجین‌های پر و پوک در ساقه‌ی اصلی و شاخه‌ها

در زمان رسیدگی فیزیولوژیکی به منظور تعیین تعداد خورجین‌های (پر و پوک) در ساقه‌ی اصلی و شاخه‌ها، تعداد ۱۰ بوته از هر کرت آزمایشی به صورت تصادفی انتخاب شدند و تعداد خورجین‌ها (پر و پوک) در ساقه‌ی اصلی و شاخه‌ها به طور مجزا برای هر بوته شمارش و ثبت گردید.

۳-۶-۵- تعداد کل خورجین در بوته

تعداد کل خورجین در بوته از مجموع تعداد خورجین‌های (پر و پوک) در ساقه‌ی اصلی و شاخه‌ها در ۱۰ بوته که به صورت تصادفی انتخاب شده بود به دست آمد و میانگین آن‌ها برای هر کرت ثبت گردید (دانشمند و همکاران، ۲۰۰۶).

۳-۶-۶- طول خورجین در ساقه‌ی اصلی و شاخه‌ها

برای تعیین طول خورجین اصلی، ۵۰ عدد خورجین به طور تصادفی از مجموع خورجین‌هایی که در ساقه‌ی اصلی ۱۰ بوته نمونه‌گیری شده وجود داشت، انتخاب شده و جهت تعیین طول خورجین فرعی نیز، تعداد ۵۰ عدد خورجین به طور تصادفی از شاخه‌ها انتخاب شدند. طول خورجین توسط خط‌کش و برحسب سانتی‌متر تعیین گردید و میانگین آن‌ها به عنوان طول خورجین اصلی و فرعی در نظر گرفته شد.

۳-۶-۷- طول خورجین

میانگین طول خورجین اصلی و فرعی به عنوان طول خورجین در نظر گرفته شد.

۳-۶-۸- تعداد دانه در خورجین اصلی و فرعی

تعداد دانه در ۵۰ عدد خورجین ساقه‌ی اصلی در بوته‌های منتخب برای تعیین تعداد دانه در خورجین اصلی و جهت تعیین تعداد دانه در خورجین فرعی نیز، تعداد ۵۰ عدد خورجین شاخه‌ها به طور تصادفی شمارش شدند. میانگین آن‌ها به ترتیب به عنوان تعداد دانه در خورجین اصلی و فرعی در نظر گرفته شدند (سادراس و همکاران، ۱۹۹۳).

۳-۶-۹- تعداد دانه در خورجین

میانگین دو صفت تعداد دانه در خورجین اصلی و فرعی به عنوان تعداد دانه در خورجین ثبت شد.

۳-۶-۱۰- وزن هزاردانه

برای تعیین وزن هزار دانه، چهار تکرار ۱۰۰۰ تایی از دانه‌های برداشت شده هر کرت آزمایشی جدا و پس از توزین با ترازوی دقیق میانگین آن‌ها به عنوان وزن هزار دانه هر کرت آزمایشی برحسب گرم درج گردید.

۳-۶-۱۱- عملکرد دانه

زمانی که ۸۰ درصد بوته‌ها رسیدند، اقدام به برداشت گردید (یعنی رنگ بوته‌ها به قهوه‌ای متمایل شد). از مجموع ۶ خط کشت شده، دو خط کناری به عنوان حاشیه حذف گردید و همچنین از بالا و پایین ۴ خط کشت باقی مانده نیز نیم متر حذف گردید. بوته‌های این چهار خط کشت، به وسیله‌ی دست کف بر شدند و برای رسیدن به رطوبت ۱۲ درصد و خشک شدن نهایی، به مدت یک هفته در هوای آزاد قرار گرفتند. سپس این بوته‌ها با ترازو وزن شدند و بدین صورت عملکرد بیولوژیک در واحد هکتار محاسبه شد.

سپس به وسیله‌ی کمباین اقدام به خارج کردن دانه‌ها از بوته‌های برداشت شده گردید و با وزن کردن دانه‌ها، عملکرد دانه در هکتار محاسبه گردید.

۳-۶-۱۲- شاخص برداشت

با تقسیم عملکرد دانه‌ی هر کرت آزمایشی بر حسب کیلوگرم در هکتار بر عملکرد بیولوژیک آن کرت بر حسب کیلوگرم در هکتار، شاخص برداشت محاسبه شد. که عدد حاصل در ۱۰۰ ضرب شده، و شاخص برداشت بر حسب درصد تعیین گردید (آلزا و فرناندمارتینز، ۱۹۹۷).

۳-۷- خصوصیات کیفی دانه

۳-۷-۱- درصد و عملکرد روغن دانه

برای تعیین درصد روغن دانه از هر کرت آزمایشی حدود ۳ گرم بذر تهیه شد. با استفاده از دستگاه NMR مدل Mq20 در بخش دانه‌های روغنی موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه‌ی نهال و بذر کرج مقدار روغن دانه اندازه‌گیری شد. این دستگاه براساس القای مغناطیسی هسته اتم هیدروژن کار کرده و یک روش اسپکترومتری می‌باشد. (پریتیچارد و همکاران، ۲۰۰۰؛ مظفری و همکاران، ۱۳۷۶). بدین صورت که با قرار دادن سه گرم نمونه بذر آسیاب شده در یک میدان مغناطیسی خارجی، سطوح انرژی پروتون‌های موجود در نمونه که در خارج از میدان هم عرض بودند، از یکدیگر تفکیک شده و با جذب انرژی ارسال شده توسط امواج رادیویی، پروتون‌های سطوح پایین به سطوح بالا برانگیخته می‌شوند. میزان جذب انرژی رادیویی مورد سنجش قرار گرفته و به میزان روغن دانه ارتباط داده می‌شود. ایجاد این ارتباط با استفاده از نمونه‌ی شاهد انجام گرفته و با استفاده از محاسبات آماری و معادلات رگرسیونی، درصد روغن نمونه‌های مجهول مورد

ارزیابی قرار می‌گیرد. از امتیازات این روش، تخریبی بودن آن است که باعث سرعت و دقت بالا در اندازه‌گیری روغن دانه‌ها می‌شود. القای مغناطیسی نسبتاً قوی خارجی توسط امواج رادیویی پالسی صورت می‌گیرد. از حاصل ضرب درصد روغن دانه در عملکرد دانه در هکتار، عملکرد روغن دانه در هکتار محاسبه شد (نواب‌پور، ۱۳۹۲).

$$\text{درصد روغن دانه} \times \text{عملکرد دانه} = \text{عملکرد روغن دانه} \quad (۱-۳)$$

۳-۷-۲- اندازه‌گیری میزان اسیدهای چرب

در این تحقیق میزان ترکیب اسیدهای چرب روغن دانه‌ی کلزا (اسیدپالمیتیک، اسیدآراشیدیک، اسید بهنیک، اسید پالمیتولئیک، اسیداولئیک، اسیدلینولئیک، اسیدلینولنیک و اسیداروسیک، اسیدایکوزنئیک) به درصد تعیین شدند. پس از استخراج روغن به روش سوکسوله، ۰/۷۵-۰/۵ گرم روغن داخل بالون ۱۰۰ سی-سی توزین شد و ۸ سی‌سی هیدروکسیدسدیم متانولی به همراه سنگ جوش به بالون اضافه شد. پس از اتصال مبرد، محتوی بالون تا ناپدید شدن قطرات چربی در زیر مبرد جوشانیده شد. در طی مدت صابونی کردن، به مدت چند دقیقه نیتروژن از محلول عبور داده شد. ۹ سی‌سی محلول BF₃ متانولی از بالای مبرد به مایع جوشان اضافه شد و ۲ دقیقه دیگر جوشیدن ادامه یافت. ۷ سی‌سی هپتان از بالای مبرد به مخلوط در حال جوش افزوده شد و پس از یک دقیقه اجاق را خاموش کرده تا دمای محتویات بالون به دمای اتاق رسید. سپس مبرد را برداشته و مقداری محلول کلریدسدیم اشباع اضافه شد و بالون را چندین بار بصورت دورانی تکان داده سپس مقدار بیشتری کلریدسدیم اشباع افزوده شد تا سطح مایع به گردن بالون برسد. حدود یک سی‌سی از لایه‌ی بالایی را به لوله‌ی آزمایش منتقل کرده و سولفاتسدیم بدون آب اضافه شد تا آب باقیمانده حذف گردد. این محلول حاوی حدود ۱۰۰ میلی‌گرم در میلی‌لیتر استرهای متیل بوده که مستقیماً به گاز کروماتوگراف تزریق شد. گاز کروماتوگراف مورد استفاده در این طرح، دستگاه Varian cp-3800 و ستون بکار گرفته شده از نوع مؤیین یا کاپیلاری ویژه متیل استر اسیدهای چرب بود. گاز حامل

نیتروژن و گازهای کمکی هیدروژن و هوا هر یک با خلوص بسیار بالا بودند. سیستم تزریق از نوع اسپلیت-اسپلیتلس، دمای انژکتور ۲۵۰، دمای ستون ۱۷۵ و دمای آشکار ساز ۲۵۰ درجه‌ی سانتی‌گراد و آشکار ساز از نوع FID (Flame Ionization Detector) بود.

۳-۷-۳- میزان گلوکوزینولات دانه

از کیسه‌های محتوی دانه‌های هر کرت آزمایشی، ۱۵۰ گرم دانه انتخاب شد. و پس از خالص‌سازی، تصفیه و سولفات‌گیری آنزیمی با استفاده از دستگاه کروماتوگرافی مایع، میزان گلوکوزینولات با استفاده از دستگاه HPLC با استاندارد ISO 10633 با کارایی بالا^۱ اندازه‌گیری شد. دستگاه کروماتوگرافی مورد استفاده مجهز به آشکار ساز UV، ستون C18 (اندازه ذرات کمتر یا مساوی با ۵ میکرومتر)، فاز متحرک مخلوطی از آب فوق خالص و استونیتریل با نسبت ۸۰ به ۲۰، دمای ۳۰ درجه‌ی سانتی‌گراد و طول موج ۲۲۹ نانومتر بود. گلوکوزینولات‌ها با متانول استخراج شده سپس خالص‌سازی، تصفیه و سولفات‌گیری آنزیمی بر رزین‌های تبادل یون انجام گردید و در نهایت میزان گلوکوزینولات‌ها اندازه‌گیری شد (افضلی و همکاران، ۱۳۸۶).

۳-۸- اندازه‌گیری رنگیزه‌های فتوسنتزی

۳-۸-۱- کلروفیل a، b و کل

برای تعیین میزان غلظت رنگیزه‌های فتوسنتزی نظیر کلروفیل a، b و کل در مرحله‌ی خورجین دهی، ۱۰۰ میلی‌گرم از بافت تر برگ‌های جوان و توسعه یافته بالای پوشش گیاهی استفاده شد، بدین صورت که برگ‌ها پس از برداشت بلافاصله توسط نیتروژن مایع فریز گردید. سپس مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی در هر نمونه با استفاده از استن ۸۰ درصد آسیاب شد. محلول حاصل به لوله‌های سانتریفیوژ انتقال و بقایای

1: High Performance Liquid Chromatography

موجود در هاون، با مقداری استن ۸۰ درصد شسته و به محلول درون لوله اضافه گردید. سپس لوله‌ها به مدت ۱۰ دقیقه در دستگاه سانتریفیوژ با سرعت ۶۰۰۰ دور در دقیقه قرار داده شد تا محلول فوقانی لوله‌ها جدا و به بالن ژوژه ۲۵ میلی‌لیتری انتقال یافت و حجم آن توسط استن ۸۰ درصد به ۲۵ میلی‌لیتر رسید. اندازه‌گیری غلظت کلروفیل با دستگاه اسپکتروفتومتر انجام گرفت، به این ترتیب که مقدار جذب محلول‌ها در طول موج ۶۴۵، ۶۶۳ و ۴۷۰ نانومتر قرائت شد و مقدار کلروفیل a، b و کل بر اساس معادله‌های ذیل محاسبه گردید (آرنون، ۱۹۶۷).

[(جذب در ۶۴۵ نانومتر) ۲/۶۹ - (جذب در ۶۶۳ نانومتر) ۱۲/۷]: میلی‌گرم کلروفیل a در هر گرم وزن تر
 (۲-۳) [(جذب در ۶۶۳ نانومتر) ۴/۶۹ - (جذب در ۶۴۵ نانومتر) ۲۲/۹]: میلی‌گرم کلروفیل b در هر گرم وزن تر
 [(جذب در ۶۶۳ نانومتر) ۸/۰۲ - (جذب در ۶۴۵ نانومتر) ۲۰/۲]: میلی‌گرم کلروفیل a و b در هر گرم وزن تر

۳-۸-۲- سنجش میزان کاروتنوئید

به‌منظور تعیین میزان کاروتنوئید، مقدار ۲ گرم از بافت نمونه در ۵۰ میلی‌لیتر محلول methanol-tetrahydrofuran (با نسبت ۱:۱) هموژن گردید. پس از سانتریفیوژ در ۲۵۰۰ دور بر دقیقه، محلول رویی برداشته و جذب آن در ۴۵۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. با استفاده از منحنی استاندارد مقدار کاروتنوئید نمونه‌ی مجهول ارزیابی گردید (بچوف و همکاران، ۲۰۱۰؛ رودریگز و کیمورا، ۲۰۰۴).

$$\text{Carotenoides} = 100(A_{470}) - 3.27(\text{mg chl. a}) - 104(\text{mg chl. b})/227 \quad (3-3)$$

A = جذب نور در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر

۳-۸-۳- سنجش میزان فلاونوئید

مقادیر فلاونوئیدها در نمونه‌ی عصاره‌های گیاهی به روش پورمراد و همکاران و جلالی و همکاران اندازه‌گیری شدند (جلالی و همکاران، ۱۳۸۶؛ پورمراد و همکاران، ۲۰۰۶). ابتدا ۰/۱ میلی‌لیتر کلراید آلومینیوم ۱۰ درصد را با ۰/۱ میلی‌لیتر استات پتاسیم یک مولار مخلوط کرده و سپس به آن‌ها ۲/۸ میلی‌لیتر آب مقطر دوبار تقطیر شده اضافه گردید. در مرحله‌ی بعد ۰/۵ میلی‌لیتر از محلول هر عصاره که با ۱/۵ میلی‌لیتر اتانول مخلوط گردیده بود، به مخلوط کلرید آلومینیوم، استات پتاسیم و آب اضافه گردید. مخلوط نهایی حاصل برای هر عصاره (با حجم ۵ میلی‌لیتر) برای مدت ۳۰ دقیقه در دمای اتاق قرار داده شد، سپس جذب مخلوط واکنش در طول موج ۴۱۵ نانومتر توسط اسپکتروفتومتر مدل Lambda 45-UV/Visible اندازه‌گیری شد. مقدار فلاونوئید کل به صورت معادل میلی‌گرم کوئرستین بر گرم وزن خشک محاسبه و بیان شد. ارزیابی هر کدام از عصاره‌ها در سه تکرار انجام گرفت.

۳-۸-۴- سنجش میزان آنتوسیانین

۰/۱ گرم بافت تر برگ به دقت توزین و در هاون دارای ۱۰ میلی‌لیتر محلول متانول اسیدی (متانول و اسید کلریدریک به نسبت ۹۹ به ۱) به خوبی ساییده شد. عصاره‌ها در فالكون ریخته شد و به مدت ۲۴ ساعت در تاریکی و در دمای ۴ درجه‌ی سانتی‌گراد قرار داده شدند. پس از ۲۴ ساعت، عصاره‌ی حاصل در ۱۲۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۱۰ دقیقه سانتریفیوژ گردید. به محلول رویی جدا شده ۲ میلی‌لیتر اتر جهت حذف کلروفیل باقی مانده اضافه گردید. از محلول زیری برای سنجش آنتوسیانین استفاده شد و مقدار جذب آن در طول موج ۵۳۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر Lambda 45-UV/Visible قرائت گردید (وگنر، ۱۹۷۹).

$$\text{Cm/mol } 33000 \times \text{غلظت محلول مورد نظر} \times \text{عرض کووت} = \text{جذب خوانده شده توسط دستگاه}$$

معادله (۳-۴)

۳-۹- اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیکی

۳-۹-۱- تعیین محتوای نسبی آب برگ

به منظور اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ از روش فرت و لاول (۱۹۹۹) استفاده گردید. به این منظور از هرکرت آزمایشی، جوان‌ترین برگ‌های بالغ (سومین برگ از رأس بوته‌ها) برداشت گردید و در کیسه‌های پلی‌اتیلنی و در ظرف محتوی یخ قرار داده شدند. نمونه‌ها بلافاصله به آزمایشگاه منتقل و برش‌های دایره‌ای شکل به تعداد ۵ دیسک یک سانتی‌متر مربعی شکل که در فواصل رگبرگ‌های اصلی نبودند، تهیه و بلافاصله وزن تر (FW) آن‌ها یادداشت گردید. سپس نمونه‌ها به مدت ۲۴ ساعت در دمای آزمایشگاه و محیط کم نور درون ظرف پتری دیش حاوی آب مقطر قرار گرفتند، سپس آب سطحی روی برش‌های برگ با کاغذ صافی خشک و با ترازوی حساس، وزن اشباع (SW) آن‌ها تعیین و ثبت گردید. نمونه‌ها بعد از ۲۴ ساعت درون آون با دمای ۸۰ درجه‌ی سانتی‌گراد قرار گرفت و وزن خشک آن‌ها (DW) با ترازوی حساس تعیین گردید. اعداد به دست آمده با استفاده از معادله ۳-۲ محاسبه شدند (رودریگز و همکاران، ۲۰۰۲):

$$RWC(\%) = \left[\frac{(FW - DW)}{(TW - DW)} \right] \times 100 \quad \text{معادله (۳-۵)}$$

TW : وزن برگ آماس یافته

FW : وزن تر برگ

DW : وزن خشک برگ

RWC : محتوای نسبی آب برگ

۳-۹-۲- اندازه‌گیری مقاومت روزنه‌ای برگ

میزان مقاومت روزنه‌ای، ۱۵ روز پس از اعمال تنش خشکی در ساعت ۱۱ صبح توسط دستگاه پرومتر (مدل Delta-T AP4, Delta-T Devices, Cambridge, UK) اندازه‌گیری شد. برای این منظور

قسمت میانی چند برگ جوان و کاملاً توسعه یافته (سومین برگ از رأس بوته‌ها) پس از حذف حاشیه‌ها از ردیف‌های میانی در هر کرت در محفظه دستگاه قرار گرفت و پس از تأیید دستگاه، عدد دستگاه بر حسب ثانیه برسانتی متر یادداشت شد (فرشادفر و محمدی، ۱۳۸۲).

۳-۹-۳- اندازه‌گیری دمای کانوپی

اندازه‌گیری دمای کانوپی حدود ساعت ۱۱ صبح با استفاده از دماسنج مادون قرمز با ضریب گسیلندگی ۰/۹۹ صورت گرفت. روش ثبت دمای کانوپی به این صورت بود که ابتدا در هر کرت چهار نقطه به‌طور تصادفی انتخاب و دمای پوشش گیاهی برای آن‌ها ثبت گردید، سپس دمای میانگین برای هر کرت محاسبه شد. اندازه‌گیری‌ها از مرحله خورجین‌دهی به بعد قبل از رفع تنش خشکی در هر نوبت نمونه برداری انجام گردید (عزیزی و همکاران، ۱۳۷۸).

۳-۱۰- ویژگی‌های بیوشیمیایی

۳-۱۰-۱- اندازه‌گیری میزان پرولین

میزان پرولین برگ به روش بیتز (۱۹۷۵) استخراج گردید. به این منظور، ۰/۵ گرم از نمونه برگ توزین شد و داخل هاون سائیده شد و ضمن سائیدن به تدریج ۱۰ میلی لیتر اسید سولفوسالسیلیک ۳ درصد، به آن اضافه شد. محلول به‌دست آمده به لوله آزمایش در دار منتقل شد و به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفوژ (۳۰۰۰ دور در دقیقه) گردید. از عصاره حاصل یک میلی لیتر برداشته شد و در لوله آزمایش ریخته شد و سپس یک میلی لیتر معرف نین هیدرین و یک میلی لیتر اسید استیک گلاسیال به آن افزوده شد و به مدت یک ساعت در بن ماری ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد تا رنگ آجری مشاهده گردید. سپس جهت توقف واکنش‌ها در آب یخ قرار داده شد و بعد از سرد شدن، در هر لوله آزمایش، ۴ میلی لیتر از محلول تولوئن اضافه گردید. در هر لوله، دو فاز تشکیل شد. فاز بالایی که حاوی کمپلکس رنگی قرمز بود (این رنگ بسته به غلظت

پرولین متغیر بوده و از قرمز تا گلی رنگ تغییر می‌کند)، جهت اندازه‌گیری میزان پرولین مورد استفاده قرار گرفت و میزان جذب نور آن در طول موج ۵۲۰ نانومتر به وسیله دستگاه اسپکتروفتومتر مدل Jenway اندازه‌گیری شد.

استانداردهایی با غلظت ۰، ۸، ۱۶، ۲۴، ۳۲، ۴۰، ۴۸، ۵۶، ۶۴ و ۷۲ میلی گرم در لیتر پرولین تهیه شدند. برای تهیه استانداردها از L-proline با وزن مولکولی ۱۵۱۳ گرم استفاده شد. به این منظور ۰/۰۱۰ گرم پرولین در آب مقطر حل گردید و به حجم ۱۰۰ میلی لیتر رسانده شد و برای تهیه استانداردها به شرح زیر عمل گردید.

استانداردهای ۸، ۱۶، ۲۴، ۳۲، ۴۰، ۴۸، ۵۶، ۶۴ و ۷۲ میلی گرم در لیتر پرولین به ترتیب از حل شدن ۴، ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲ و ۳۶ میلی لیتر از محلول مادر ۱۰۰ میلی لیتر تولوئن تهیه شدند. همچنین از تولوئن به عنوان بلنک برای تنظیم دستگاه استفاده گردید. پس از تهیه محلول‌های استاندارد و اندازه‌گیری جذب نور، منحنی استاندارد برای هر مرحله نمونه برداری به طور جداگانه ترسیم و معادله خط محاسبه شد. سپس غلظت پرولین در نمونه‌ها بر اساس میکرومول در گرم وزن تر برگ محاسبه گردید. از معادله‌ی زیر جهت تعیین محتوای واقعی پرولین نمونه‌ها استفاده گردید:

$$\text{معادله (۳-۶)} \quad \text{عدد قرائت شده} \times \frac{1}{\text{وزن نمونه گیاهی}} \times \text{حجم بافر (میلی لیتر)} \times \text{ضریب رقت} = \text{محتوی پرولین}$$

۳-۱۰-۲- میزان کربوهیدرات محلول برگ

اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول برگ بر اساس روش فنل-اسیدسولفوریک دوبیس و همکاران (۱۹۵۶) انجام شد. در هر کرت، از جوان‌ترین برگ‌های بالغ، استفاده گردید. در این روش، ۰/۲ گرم از بافت سبز برگ فریز شده به همراه ۱۰ میلی لیتر الکل اتانول ۹۵ درصد در لوله‌های آزمایش در بسته قرار داده شد و

به مدت یک ساعت در بن‌ماری و در دمای ۸۰ درجه‌ی سانتی‌گراد حرارت داده شد. یک میلی‌لیتر از این نمونه‌ها برداشته شد و به آن‌ها یک میلی‌لیتر فنل ۵ درصد و پنج میلی‌لیتر اسید سولفوریک ۹۸ درصد اضافه گردید. پس از سرد شدن، میزان نور جذبی در طول موج ۴۸۳ نانومتر با دستگاه اسپکتوفتومتر قرائت گردید. برای تهیه‌ی استانداردها از گلوکز خالص با وزن مولکولی ۱۹۷/۱۷ گرم بر مول استفاده شد. محلول‌های استاندارد شامل ۰، ۳۰۰، ۱۰۰، ۵۰۰، ۱۰۰۰، ۱۵۰۰، ۲۰۰۰، ۳۰۰۰، ۴۰۰۰ و ۵۰۰۰ پی‌پی‌ام گلوکز بودند. برای تهیه‌ی محلول ۱۰۰ پی‌پی‌ام گلوکز، ۰/۰۱ گرم از گلوکز در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر حل شد. بقیه استانداردها به همین ترتیب تهیه شدند. پس از اندازه‌گیری جذب نور استانداردها، منحنی استاندارد ترسیم و معادله‌ی خط محاسبه گردید. با قرار دادن میزان جذب نمونه‌های گیاهی در معادله‌ی خط، میزان کربوهیدرات بر اساس میلی‌گرم بر گرم وزن تر گیاه محاسبه گردید.

۳-۱۱- اندازه‌گیری آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

۳-۱۱-۱- سنجش آنزیم سوپراکسید دیسموتاز

سنجش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز براساس احیای نوری نیتروبلوتترازولیوم طبق روش مینامی و یوشیکاوا (۱۹۷۹) با اندکی تغییرات انجام شد. بدین منظور، از ۰/۵ گرم بافت برگ گیاه به کمک ۵ میلی‌لیتر بافر فسفات پتاسیم با اسیدیته ۷ حاوی EDTA ۰/۵ میلی‌مولار، عصاره‌ی آنزیمی روی یخ استخراج گردید. هموژن حاصل پس از عبور ململ در دمای ۴ درجه به مدت ۱۵ دقیقه در ۱۵۰۰۰ دور سانتریفیوژ شد. فاز بالایی برای سنجش فعالیت آنزیم استفاده گردید. مخلوط واکنش شامل نیتروبلوتترازولیوم ۵۵ میلی‌مولار، تریتون ۱۰۰-X ۱/۴۲ درصد، EDTA ۱۰۰ میکرومولار، پیروگالول ۱۶ میلی‌مولار، ریوفلاوین ۶۰ میکرومولار و ۵۰ میکرولیتر عصاره‌ی آنزیمی بود. با قرار دادن لوله‌های آزمایش زیر لامپ فلورسنت واکنش آغاز شد. پس ۱۵ دقیقه از شروع واکنش، لامپ خاموش گردید و با قرار دادن لوله‌های آزمایش در تاریکی مطلق واکنش متوقف شد. از کمپلکس واکنشی بدون آنزیم که به مدت ۱۵ دقیقه در نور قرار گرفته بود،

برای ارزیابی توان تولید کمپلکس سوپراکسید نیتروبلوتترازولیوم و نیز به عنوان معیار سنجش فعالیت آنزیمی استفاده شد. همچنین از کمپلکس واکنشی دیگری که از ابتدا در تاریکی مطلق قرار داشت، به عنوان بلانک استفاده گردید. میزان جذب نوری نمونه‌ها در طول موج ۵۶۰ نانومتر قرائت شد.

۳-۱۱-۲- سنجش آنزیم آسکوربات پراکسیداز

برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم آسکوربات از روش ناکانو و آساد (۱۹۸۱) استفاده شد. برای شروع واکنش، ۳ میلی‌لیتر بافر واکنش شامل بافر فسفات سدیم ۵۰ میلی‌مولار (pH=۷)، پراکسید هیدروژن ۰/۵ میلی‌مولار، اسیدآسکوربیک ۰/۵ میلی‌مولار با ۰/۵ میلی‌لیتر عصاره‌ی آنزیم مخلوط گردید. فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز از طریق اسپکتروفتومتری و با اندازه‌گیری کاهش جذب در طول موج ۲۹۰ نانومتر محاسبه گردید.

$$\text{معادله (۷-۳):} \quad \text{فعالیت آسکوربات پروکسیداز (U)} = \frac{D \times VT \times \Delta A}{VE \times \epsilon}$$

$$\Delta A = \text{اختلاف جذب در طول موج ۲۹۰ نانومتر در مدت یک دقیقه}$$

$$TV = \text{حجم کل (بافر واکنش و عصاره) (۳ میلی‌متر)}$$

$$D = \text{ضریب رقت}$$

$$\epsilon = \text{ضریب خاموشی آسکوربات پراکسیداز (۲/۸ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}\text{)}$$

$$EV = \text{حجم عصاره (۰/۵)}$$

U = یک واحد از فعالیت آسکوربات پراکسیداز که برابر با مقدار آنزیمی است که برای اکسید کردن یک میکرومول آسکوربات در یک دقیقه نیاز است.

۳-۱۱-۳- سنجش آنزیم گلوکاتایون رداکتاز

سنجش فعالیت گلوکاتایون رداکتاز با روش زقراى و همکاران (۱۹۹۴) انجام شد. بدین منظور ۲ گرم از بافت مورد نظر در بافر با pH = 7 حاوی ۱۰۰ میلی مول فسفات پتاسیم، ۱ میلی مول EDTA و ۰/۲ پلی-وینیل فسفات در مجاورت یخ با دستگاه هموژن شد سپس در ۱۸۰۰۰g به مدت ۲۰ دقیقه در ۴ درجه سانتی گراد سانتریفوژ گردید. محلول رویی جهت سنجش فعالیت گلوکاتایون ردوکتاز مورد استفاده قرار گرفت. برای این منظور محلول واکنش شامل ۲۰۰ میلی مول فسفات پتاسیم (pH=7.5)، ۲ میلی مول EDTA، یک-ونیم میلی مول کلرومنیزیم، ۰/۵ میلی مول اکسید گلوکاتایون، ۵۰ میکرومول NADH ساخته شد، ابتدا جذب در ۳۴۰ نانومتر قرائت گردید و به یک میلی لیتر از این محلول به مقدار ۱۰۰ میکرولیتر از محلول استخراج شده از بافت گیاه اضافه شد، بعد از یک دقیقه مجدداً جذب قرائت شد. با استفاده از منحنی استاندارد آنزیم، فعالیت نمونه‌ی استخراجی تعیین گردید.

۳-۱۱-۴- سنجش میزان دی تیروزین

جهت اندازه گیری دی تیروزین، سه برگ از گیاه استخراج و با آب مقطر شستشو داده شد و بلافاصله در بافر فسفات تریس ۰/۱۶ مولار با pH=7/۵ وارد و خرد و هموژن شد، سپس اجازه داده شد حجم مشابه از همان بافر حاوی دیجیتوتین و آنزیم هضم کننده‌ی دیواره، فرآیند هضم غشاء دیواره‌ی سلول صورت گیرد. در پایان مقدار ۰/۵ میلی لیتر در محلول هموژن برای سنجش توسط روش استیون و سیدنی (۱۹۸۷) برداشته شده و مقدار پروتئین بر اساس میلی گرم بر میلی لیتر تعیین شد، پس از آن در باقیمانده محلول مقدار دی-تیروزین براساس روش فوق مورد ارزیابی قرار گرفت. در این روش میزان فعالیت براساس واکنش به مایع کروماتوگرافی ارزیابی شد. بافر زمینه برای کار حاوی تریس اسیدکلریدریک با $S = 7/2$ ، ۰/۲ میلی مول بر لیتر سدیم دی سدیک بود. یک واحد فعالیت دی تیروزین معادل مقدار آنزیمی که بتواند یک میکرومول از سوبسترا را در یک دقیقه کاتالیز کند در نظر گرفته می شود.

۳-۱۱-۵- سنجش میزان مالون‌دی‌آلدهید

به منظور ارزیابی میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشای سلولی به وسیله‌ی تست تیوباربیتوریک اسید، از سنجش میزان مالون‌دی‌آلدهید با استفاده از روش هیث و پاکر (۱۹۶۸) استفاده شد. ابتدا مقدار ۰/۲ گرم بافت گیاهی تر شامل برگ‌های گیاه با ۲ میلی‌لیتر محلول تری‌کلرواستیک‌اسید (۰/۱ درصد) استخراج و به مدت ۱۵ دقیقه در ۱۲۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ گردید. سپس ۰/۵ میلی‌لیتر از بخش رویی با ۲ میلی‌لیتر محلول تری‌کلرواستیک‌اسید ۲۰ درصد حاوی ۰/۵ درصد تیوباربیتوریک اسید مخلوط شده و به مدت ۳۰ دقیقه در حمام آب جوش با دمای ۹۵ درجه‌ی سانتی‌گراد قرار داده شد. بعد از این مدت لوله‌ها سریع در یخ، خنک گردید و جذب آن در طول موج ۵۳۲ نانومتر در مقابل شاهد که به جای عصاره‌ی حاوی محلول استخراج بود، اندازه‌گیری گردید. جذب محلول حاصل با استفاده از دستگاه اسپکترومتری در طول موج های ۵۳۲ نانومتر و ۶۰۰ نانومتر قرائت شد. براساس میزان جذب مایع رویی (شناور) نمونه‌ها در سه طول موج ۴۴۰، ۵۳۲ و ۶۰۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر بر حسب وزن تر بر حسب واحد نانومول بر سانتی‌متر بیان شد.

$$\text{MDA } (\mu\text{mol g}^{-1} \text{ Fw}) = [A_{532}-A_{600}/155] \times 1000 \quad \text{معادله (۳-۸)}$$

۴-۱۱-۵- روش‌ها و ابزار تجزیه و تحلیل داده‌ها

قبل از تجزیه واریانس مرکب، آزمون بارتلت جهت همگن بودن واریانس‌ها انجام گردید. سپس تجزیه واریانس مرکب بر اساس موازین آماری آزمایش فاکتوریل اسپلیت پلات بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با استفاده از نرم افزار آماری SAS Ver.9.1 صورت پذیرفت و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون Tukey's انجام شد. لازم به ذکر است در صورت معنی‌دار شدن اثرات متقابل دو گانه، سه گانه و چهارگانه از

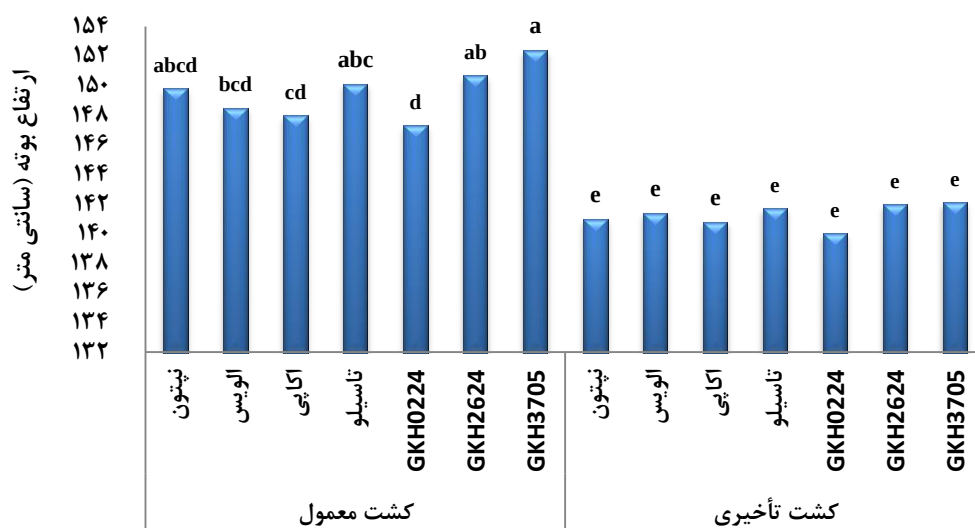
ذکر میانگین اثرات ساده و جزئی تر آنها خودداری می‌گردد. رسم جداول نیز با نرم افزار Word و رسم نمودارها با نرم افزار Excel انجام شد.

فصل چہارم : نتائج و بحث

۴-۱- صفات مورفولوژی

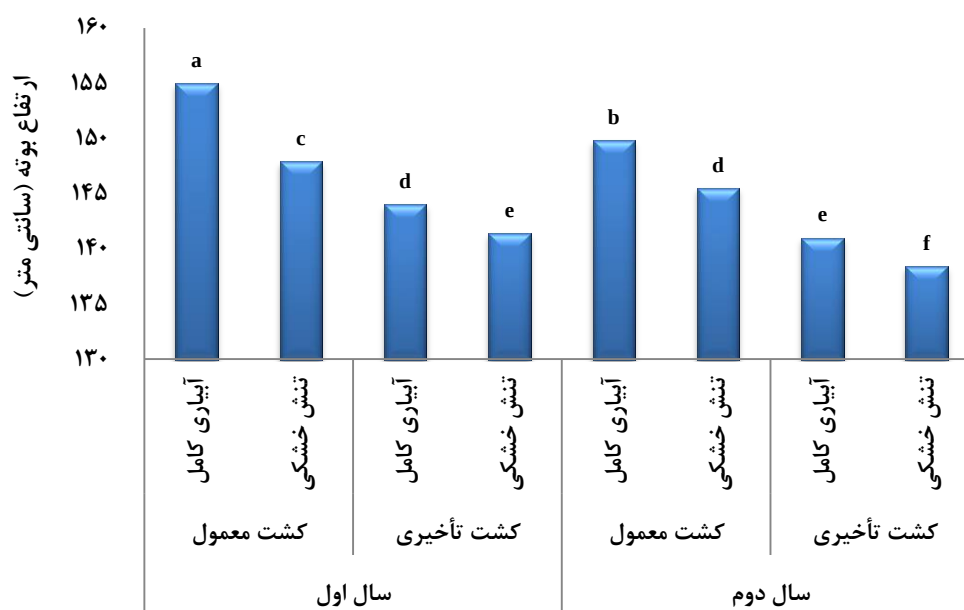
۴-۱-۱- ارتفاع بوته

نتایج جدول تجزیه واریانس مرکب داده‌ها در صفت ارتفاع بوته نشان داد که ارتفاع بوته تحت تأثیر اثرات ساده سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری، تاریخ کاشت×آبیاری و سال×آبیاری در سطح احتمال یک درصد و ترکیب تیماری تاریخ کاشت×ژنوتیپ در سطح احتمال ۵ درصد قرار گرفت (جدول پیوست ۱). نتایج مقایسه میانگین حاصل از برهم‌کنش تاریخ کاشت×ژنوتیپ نشان داد که بیشترین ارتفاع بوته (۱۵۲ سانتی‌متر) از ژنوتیپ GKH3705 در تاریخ کاشت معمول و کمترین آن (۱۴۰) سانتی‌متر) از ژنوتیپ GKH0224 در تاریخ کاشت تأخیری به دست آمد (شکل ۴-۱). به نظر می‌رسد علاوه بر تأثیر تاریخ کاشت، عامل ژنتیک نیز در افزایش ارتفاع ژنوتیپ GKH3705 موثر بود.



شکل ۴-۱. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر ارتفاع بوته‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

با توجه به شکل ۴-۲، بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری نشان می‌دهد که بیشترین ارتفاع بوته مربوط به تاریخ کاشت معمول و آبیاری کامل در سال اول کشت بود (۱۵۵ سانتی‌متر) و کمترین آن در سال دوم کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی دیده شد. شرایط آب‌وهوایی سال اول کاشت، همچنین تاریخ کاشت معمول و آبیاری کامل، همگی در افزایش ارتفاع بوته کلزا تأثیر داشتند.



شکل ۴-۲. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر ارتفاع بوته‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

در تاریخ کاشت‌های زودتر به دلیل افزایش طول دوره‌ی رویشی و استفاده بهتر از نهاده‌ها و عوامل محیطی چون درجه حرارت، نور، طول روز و رطوبت نسبت به تاریخ کاشت‌های تأخیری که طول دوره‌ی رشد کوتاه‌تر و عدم فرصت کافی برای ذخیره کردن مواد غذایی وجود دارد. از عوامل اصلی ایجاد اختلاف در ارتفاع گیاه می‌باشد. شیرانی‌راد و همکاران (۲۰۱۰)، کاهش ارتفاع بوته در اثر تنش خشکی را به اختلال در فتوسنتز و کاهش تولید مواد فتوسنتزی جهت ارائه به بخش‌های در حال رشد گیاه و نهایتاً عدم دستیابی به پتانسیل ژنتیکی از نظر ارتفاع بوته نسبت داده‌اند. همچنین در شرایط کمبود آب، ترشح هورمون سیتوکینین از ریشه کاهش یافته و از طریق کاهش تقسیم سلول‌ها، ارتفاع گیاه کاهش می‌یابد (لالینیا و همکاران،

۲۰۱۰). در آزمایش حاضر، در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، ژنوتیپ GKH3705 با طول دوره‌ی رشد طولانی، از بیش‌ترین ارتفاع گیاه در تیمارهای شاهد (تاریخ کشت معمول و آبیاری کامل) برخوردار بود. اگرچه شیرانی‌راد و زندی (۲۰۱۲) اعلام داشتند که احتمالاً ارتفاع کمتر بوته در ارقام بهاره زودرس مانند هایولا ۴۰۱ به دلیل کوتاه بودن دوره‌ی رشد آن است اما اختلاف ژنتیکی نیز می‌تواند عامل اختلاف در ارقام بهاره‌ی کلزا باشد. نتایج بررسی حسن‌زاده و همکاران (۱۳۸۵) نیز نشان داد که در شرایط آبیاری نرمال، میانگین ارتفاع ارقام کلزا ۱۲۰/۱ سانتی‌متر بود که این میزان به ۹۴/۶ سانتی‌متر در شرایط تنش کم‌آبی کاهش یافت. برت و همکاران (۲۰۰۳) نیز بر این اعتقاد هستند که ژنوتیپ‌هایی که دارای طول دوره‌ی رشد بیش‌تری هستند، از نظر ارتفاع، بلندتر از سایر ژنوتیپ‌ها هستند، چرا که طویل شدن بوته‌ها تا زمان گل‌دهی ادامه می‌یابد، هر چند در این زمینه پتانسیل ژنتیکی ارقام نیز باید در نظر گرفته شود. خشکی باعث کاهش معنی‌دار ارتفاع بوته شد که با نتایج آزمایشی که بر روی ۹ ژنوتیپ کلزا در پاسخ به تنش خشکی انجام شد مطابقت دارد (یوسفی و همکاران، ۲۰۱۱). آل باراک (۲۰۰۶) نیز گزارش کرد که تنش خشکی و تداوم آن در مرحله رشد زایشی (گل‌دهی، خورجین‌دهی) باعث کاهش رشد و اندازه اندام‌ها از جمله قطر ساقه و ارتفاع بوته را به‌دنبال خواهد داشت. کاهش ارتفاع گیاه کلزا به موازات افزایش شدت تنش کم‌آبی توسط شرقی و همکاران (۲۰۱۱) نیز گزارش شده است.

۴-۱-۲- قطر ساقه

صفت قطر ساقه تنها تحت تأثیر اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ (در سطح احتمال یک درصد) قرار گرفت و هیچ کدام از اثرات متقابل برای این صفت معنی‌دار نشدند (جدول پیوست ۱). نتایج مقایسه میانگین اثرات ساده‌ی تیمارها (سال، تاریخ کشت، آبیاری و ژنوتیپ) بر قطر ساقه نشان داد که قطر ساقه در سال اول از افزایش ۷/۷۰ درصدی نسبت به سال دوم برخوردار بود و کشت تأخیری باعث

کاهش ۲۰ درصدی قطر ساقه نسبت به کشت معمول شد و تنش خشکی نسبت به آبیاری کامل باعث کاهش ۷/۱۵ درصدی قطر ساقه شد (جدول ۱-۴، ۲-۴ و ۳-۴).

جدول ۱-۴. مقایسه میانگین اثر ساده‌ی سال بر قطر ساقه و تعداد شاخه در بوته کلزا.

تیمار	قطر ساقه (میلی‌متر)	تعداد شاخه در بوته
سال اول	۱۳/۹۲ ^a	۱۴ ^a
سال دوم	۱۳/۲۶ ^b	۷ ^b

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

جدول ۲-۴. مقایسه میانگین اثر ساده‌ی تاریخ کاشت بر قطر ساقه و تعداد شاخه در بوته کلزا.

تیمار	قطر ساقه (میلی‌متر)	تعداد شاخه در بوته
کشت معمول	۱۵ ^a	۱۲ ^a
کشت تأخیری	۱۲ ^b	۹ ^b

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

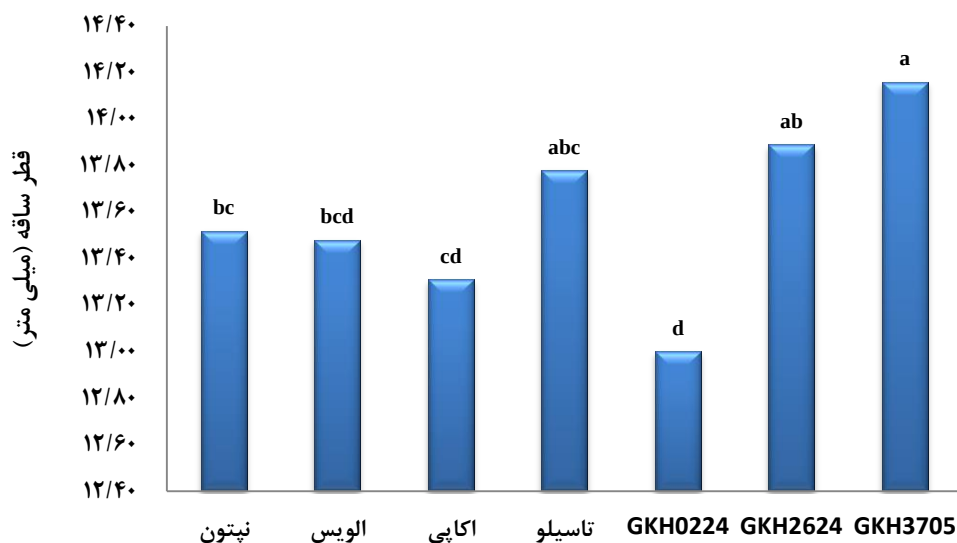
جدول ۳-۴. مقایسه میانگین اثر ساده‌ی آبیاری بر قطر ساقه و تعداد شاخه در بوته کلزا.

تیمار	قطر ساقه (میلی‌متر)	تعداد شاخه در بوته
آبیاری کامل	۱۴/۲۸ ^a	۱۱ ^a
تنش خشکی	۱۲/۹۰ ^b	۹ ^b

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

۲

بررسی مقایسه میانگین اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر قطر ساقه نشان داد که ژنوتیپ GKH3705 در بین سایر ژنوتیپ‌ها، بیشترین قطر ساقه (۱۴/۱۶ میلی‌متر) و ژنوتیپ GKH0224 کمترین قطر ساقه را داشت (۱۳ میلی‌متر) (شکل ۳-۴).



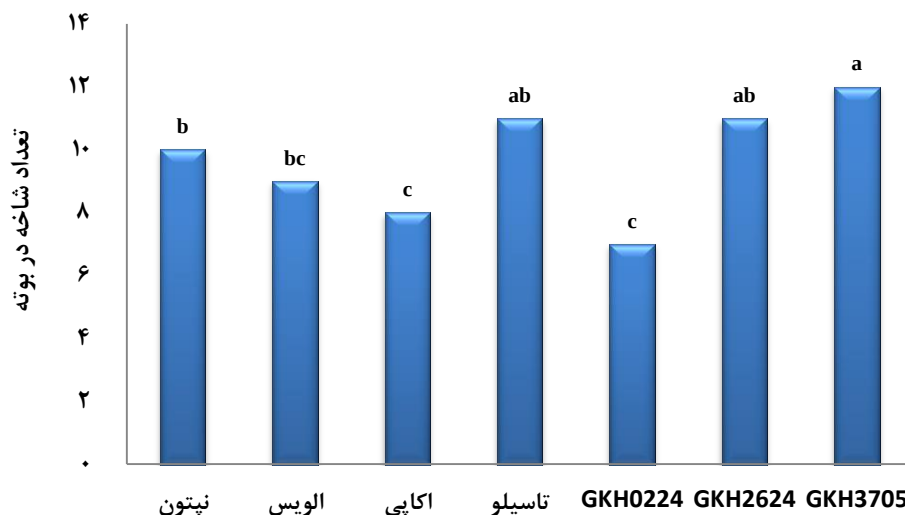
شکل ۴-۳. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر قطر ساقه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

صفت قطر ساقه جز خصوصیات ژنتیکی یک ژنوتیپ می‌باشد که تحت تأثیر شرایط محیطی مانند فراهمی رطوبت، عناصر غذایی، نور و غیره قرار می‌گیرد. بنابراین، طبیعی است که قطر ساقه و رشد آن در شرایط فراهمی آب و تاریخ کاشت مناسب، مقدار بیشتری داشته باشد. در کشت تأخیری به دلیل کوتاه شدن طول دوره‌ی رشد گیاه، امکان استفاده از رطوبت، عناصر غذایی، نور و .. کاهش یافته که این شرایط منجر به کاهش رشد رویشی و کاهش تقسیم سلولی شده در نتیجه قطر ساقه کاهش پیدا می‌کند. قطر ساقه به لحاظ ذخیره آسیمیلات در طول دوره‌ی رویشی و امکان انتقال این مواد در زمان پرشدن دانه‌ها نقش مهمی دارد و هر چه قدر قطر ساقه بیشتر باشد پتانسیل تولید مطلوب در گیاه افزایش می‌یابد. بلوم و همکاران (۱۹۸۵) گزارش کردند که در آفتابگردان، ژنوتیپی که قطر ساقه‌ی بیشتری دارد کمتر تحت تأثیر شرایط تنش قرار می‌گیرد. در میان خصوصیات مورفولوژی گیاه، قطر ساقه از جمله صفاتی است که تحت شرایط کم‌آبی همبستگی بالایی با عملکرد دانه دارد (سادراس و همکاران، ۱۹۹۳). با توجه به همبستگی معنی‌دار قطر ساقه با عملکرد و اجزای عملکرد، در هر دو شرایط تنش و بدون تنش کم‌آبی (آلزا و فرناندمارتینز، ۱۹۹۷) و به دلیل اهمیت ساقه در تأمین هیدرات‌کربن لازم در طول دوره‌ی پر شدن دانه (مظفری و زینالی خانقاه،

۱۳۷۶؛ سادراس و همکاران، ۱۹۹۳)، قطر ساقه به عنوان یکی از معیارهای گزینش ارقام تحت شرایط تنش کم‌آبی معرفی شده است. مطالعات نشان داده است که رشد گیاه کلزا در نقطه‌ی پژمردگی خاک در مرحله‌ی رشد رویشی سبب کاهش معنی‌دار قطر ساقه و وزن خشک ساقه گردید (سنگ تراش و همکاران، ۲۰۰۹). همچنین در بررسی حسن‌زاده و همکاران (۱۳۸۵) در مورد تأثیر تنش کم‌آبی بر قطر ساقه گیاه کلزا، مشاهده شد که تنش رطوبتی موجب کاهش قطر ساقه گردید که با نتایج این بررسی همخوانی دارد. در این آزمایش بیشترین میزان کاهش قطر ساقه در هفت ژنوتیپ کلزای مورد بررسی به موازات اعمال قطع آبیاری از خورجین‌دهی مشاهده شد که دلیل این موضوع می‌تواند کاهش رشد رویشی گیاه به واسطه شدت بالای تنش کم‌آبی در تیمار مذکور باشد. در این زمینه واردلاو و ویلنتبرینک (۲۰۰۰) اظهار داشتند که در شرایط عادی، سهم ذخایر در پر شدن دانه در حدود ۲۰ تا ۳۰ درصد است، در حالی که در شرایط تنش کم‌آبی پر شدن دانه شدیداً وابسته به انتقال مجدد ذخایر ساقه می‌شود و میزان مشارکت این ذخایر در شکل‌گیری عملکرد دانه از ۲۲ تا ۶۶ درصد وزن خشک دانه افزایش می‌یابد (بلوم و همکاران، ۱۹۹۸). به نظر می‌رسد که این موضوع ناشی از کاهش محسوس رشد رویشی در ژنوتیپ بهاره، غلبه رشد زایشی بر رشد رویشی و کاهش تخصیص مواد فتوسنتزی به ساقه از مرحله‌ی خورجین‌دهی به بعد بوده است. در آزمایش‌های دیگری نیز کاهش قطر ساقه گیاه کلزا در شرایط تنش خشکی در مراحل رشد رویشی و گل‌دهی گزارش شده است که با نتایج این آزمایش نیز همخوانی دارد (صداقت و همکاران، ۲۰۰۳؛ سنگ تراش و همکاران، ۲۰۰۹). پاسبان اسلام (۲۰۰۸) نشان داد، با تأخیر در تاریخ کاشت از ۱۶ شهریور به پنج مهر ماه، از قطر بوته کاسته شد. با توجه به اینکه یکی از راهکارهای افزایش مقاومت به تنش در گیاهان با افزایش قطر بوته و طوقه در آن‌ها فراهم می‌گردد، مشخص گردید آبیاری مناسب در گیاهان منجر به افزایش قطر آن‌ها می‌گردد.

۴-۱-۳- تعداد شاخه در بوته

با توجه به جدول پیوست ۱ مشاهده می‌شود که تنها اثرات اصلی سال، آبیاری، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد بر صفت تعداد شاخه در بوته معنی‌دار شدند و بین تیمارهای آزمایش برهم‌کنش معنی‌داری مشاهده نشد. با توجه به نتایج مقایسه میانگین اثرات اصلی تیمارها (سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ) بیشترین تعداد شاخه در بوته، از سال اول کاشت، از تاریخ کاشت معمول، از آبیاری کامل و از ژنوتیپ GKH3705 به دست آمد (جدول ۱-۴، ۲-۴ و ۳-۴) و (شکل ۴-۴).



شکل ۴-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد شاخه در بوته کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

در کلزا ظرفیت شاخه‌دهی، هنگامی که گیاه فضای کافی در اختیار دارد، قابل ملاحظه است. تعداد شاخه‌های بارور در واحد سطح، تابعی است از تراکم بوته و قدرت تولید شاخه‌های بارور و بقای آن‌ها است. همچنین تعداد مطلوب شاخه در واحد سطح با رژیم رطوبتی خاک در طی دوره‌ی رشد گیاه، ارتباط نزدیکی دارد. بنابراین در شرایط تنش خشکی به دلیل محدودیت آب برای انجام واکنش‌های حیاتی گیاه از جمله فتوسنتز تعداد شاخه در بوته کاهش پیدا می‌کند. در نتیجه آسیمیلات‌های لازم برای تولید و تقسیم سلولی

جهت تولید شاخه‌ها کاهش می‌یابد. از طرفی، قدرت تولید شاخه‌های جانبی در تولید و ساخت دانه هم عامل مهمی از تثبیت میزان محصول به حساب می‌آید (آردل و همکاران، ۲۰۰۱). کلزا گیاهی با توانایی رشد نامحدود می‌باشد و به همین دلیل تولید و رشد شاخه‌های فرعی می‌تواند در تمام طول دوره ی رشد تداوم داشته باشد. اما بیشترین شکل‌گیری تعداد شاخه در مراحل رشد رویشی کلزا، قبل از ساقه دهی است که در زمان ساقه‌دهی رشد و تکامل می‌یابند (میر، ۲۰۰۱). با تأخیر در کاشت، تعداد شاخه در بوته کاهش یافت. کشت به موقع کلزا در زمان مناسب، موجب رشد رویشی بیشتر و تشکیل بوته‌های بزرگ می‌گردد (ابراهیمی و همکاران، ۲۰۱۲). زاکیرولاه و همکاران (۲۰۰۰) مشاهده کردند که در شرایط تنش رطوبتی، تعداد شاخه در بوته در لاین‌های کلزای حساس به خشکی کاهش شدیدی یافت، در حالی‌که در لاین‌های متحمل به خشکی کاهش یاد شده در سطح آماری معنی‌داری نبود. طبق نتایج یوسفی و همکاران (۲۰۱۱) تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار تعداد شاخه در بوته شد. اما اختلاف معنی‌داری بین ارقام در تعداد شاخه در بوته دیده نشد. حسن‌زاده و همکاران (۲۰۰۶) وجود همبستگی مثبت و قوی بین ارتفاع بوته و تعداد شاخه در بوته با عملکرد دانه در کلزا را گزارش کرده‌اند. گان و همکاران (۲۰۰۴) نیز در بررسی خود در رابطه با تأثیر تیمارهای حرارتی و رطوبتی (تنش شدید و ملایم) بر ارقام کلزا و خردل هندی مشاهده کردند که تنش کم‌آبی موجب کاهش عملکرد دانه در شاخه‌ها گردید ولی تأثیری بر عملکرد دانه در ساقه‌ی اصلی نداشت. اثر معنی‌دار تاریخ کاشت، ژنوتیپ و اثرات متقابل آن‌ها بر تعداد شاخه در بوته در آزمایش میرزایی و همکاران (۱۳۸۹) نیز گزارش شده است که از نظر آن‌ها، علت کاهش تعداد شاخه در بوته، کاهش طول دوره‌ی رشد و کاهش تغذیه‌ی مناسب بود. رضادوست و رشدی (۲۰۰۲) اظهار نموده‌اند؛ تعداد شاخه در تاریخ کاشت دیر هنگام کاهش داشته است. شیرانی‌راد و همکاران (۲۰۱۴) نیز کاهش تعداد شاخه در بوته را در شرایط کاشت دیر هنگام و قطع آبیاری از مرحله‌ی خورجین‌دهی به بعد گزارش نموده‌اند.

۴-۱-۴- تعداد خورجین اصلی

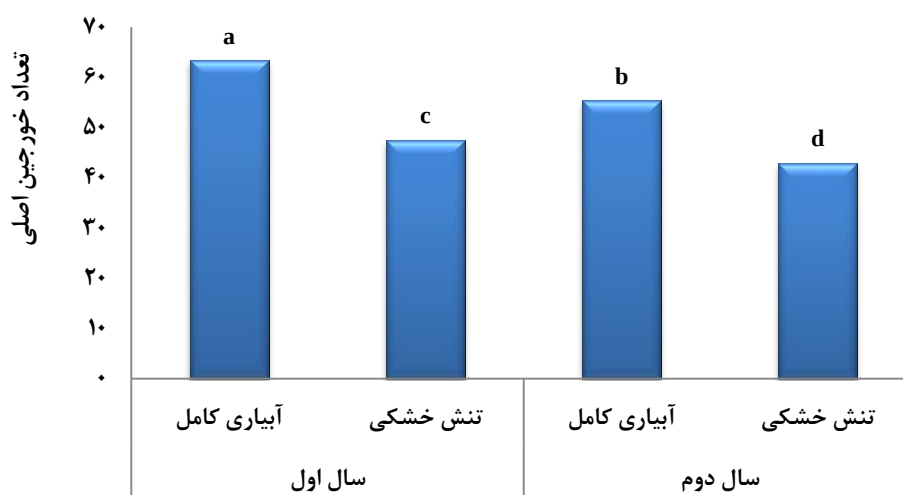
یکی از اجزای مهم عملکرد دانه، تعداد خورجین می‌باشد، چون ظرفیت تشکیل دانه را فراهم کرده و با پوسته‌ی سبز و انجام فتوسنتز، درصدی از مواد لازم برای پر شدن دانه را فراهم می‌نماید (شیرانی راد و همکاران، ۲۰۱۳). همان‌طور که در جدول پیوست ۱ ملاحظه می‌شود تعداد خورجین اصلی تحت تأثیر اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و ترکیب تیماری تاریخ کاشت×آبیاری، سال×آبیاری، سال×تاریخ-کاشت و تاریخ کاشت×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت. براساس مقایسات میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری مشخص گردید که ترکیب تیماری تاریخ کاشت معمول در شرایط آبیاری کامل بالاترین و تاریخ کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی کمترین تعداد خورجین اصلی را به خود اختصاص دادند (به ترتیب معادل ۷۵ و ۳۳ عدد خورجین) (شکل ۴-۵).



شکل ۴-۵. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر تعداد خورجین اصلی. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

به نظر می‌رسد که در شرایط تنش خشکی به دلیل کمبود رطوبت، طول دوره‌ی رشد زایشی گیاه کوتاه می‌شود و فتوسنتز گیاه کاهش پیدا می‌کند، در نتیجه تولید مواد فتوسنتزی جهت ارائه به خورجین‌های تشکیل شده و در حال رشد گیاه نیز افت پیدا می‌کند که منجر به ریزش و کاهش تعداد

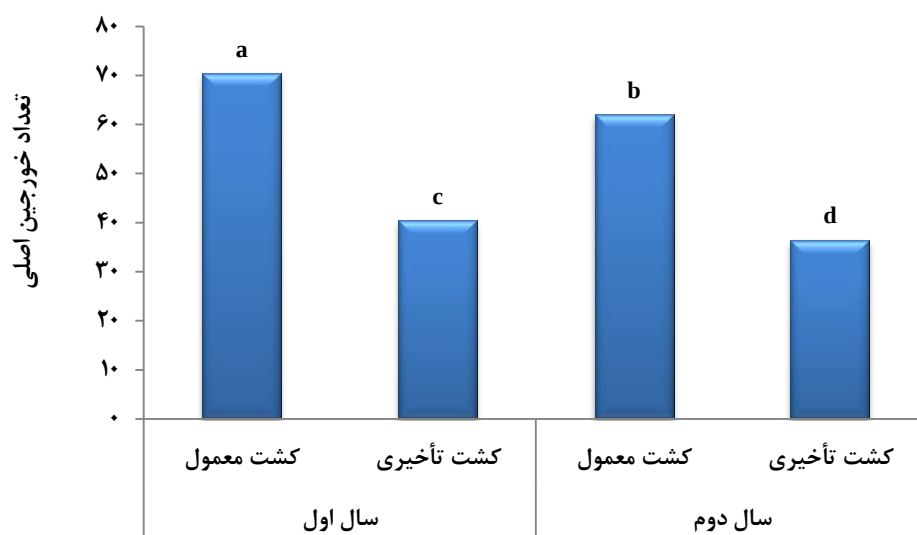
خورجین می‌شود که در نهایت باعث عدم دستیابی گیاه به پتانسیل ژنتیکی از نظر تعداد خورجین در گیاه می‌گردد که این موضوع در مورد ساقه‌ی اصلی نسبت به شاخه‌های فرعی کمتر مشاهده شد که علت آن را می‌توان به ترتیب گل‌دهی شاخه‌ها در کلزا نسبت داد. گل‌دهی در کلزا از ساقه‌ی اصلی شروع شده و تقریباً در اواسط دوره‌ی گل‌دهی در ساقه‌ی اصلی، شاخه‌های فرعی شروع به گل‌دهی می‌نمایند. بنابراین، در زمان اعمال تنش، گیاه در این مدت از ذخیره آب خاک استفاده کرده و ساقه‌ی اصلی کمتر تحت تأثیر تنش کم‌آبی قرار گرفته است. کاهش بیشتر تعداد خورجین در ساقه‌ی اصلی در مقایسه با شاخه‌های فرعی گیاه کلزا در شرایط تنش رطوبتی توسط شعبانی و همکاران (۱۳۸۹) گزارش شده است. با توجه به نتایج مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×آبیاری، تیمار آبیاری کامل در سال اول دارای بیشترین و تیمار تنش خشکی در سال دوم دارای کمترین تعداد خورجین اصلی بودند (به ترتیب معادل ۶۳ و ۴۳ عدد خورجین) (شکل ۴-۶).



شکل ۴-۶. اثر متقابل سال×آبیاری بر تعداد خورجین اصلی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

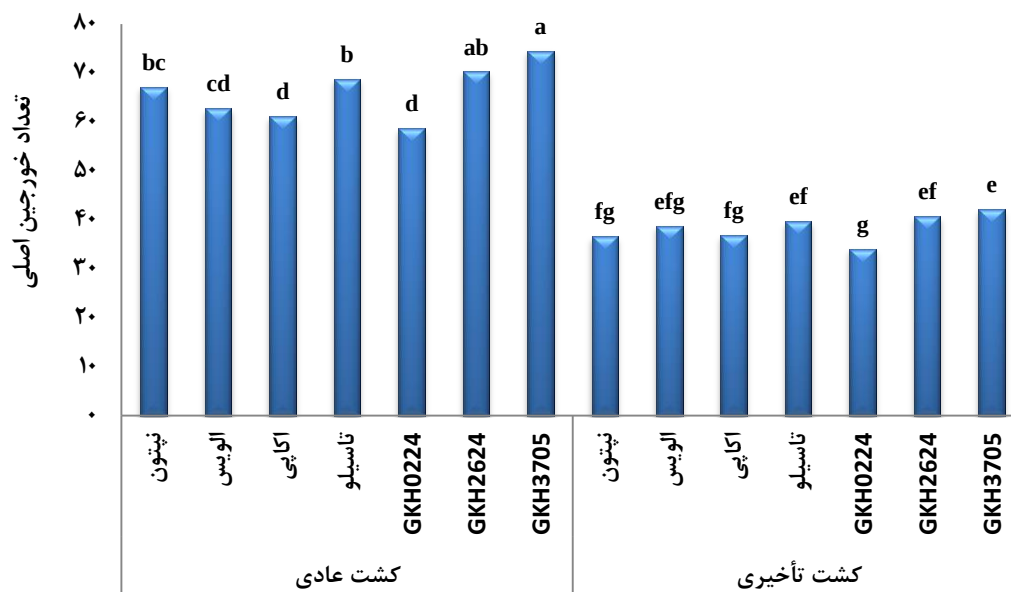
براساس نتایج اثر متقابل سال×تاریخ کاشت در شکل ۴-۷ می‌توان نتیجه گرفت که تیمار تاریخ کاشت معمول در سال اول دارای بیشترین و تیمار تاریخ کشت تأخیری در سال دوم دارای کمترین تعداد

خورجین اصلی بودند (به ترتیب معادل ۷۰ و ۳۶ عدد خورجین). می‌توان نتیجه گرفت که پتانسیل تولید تعداد خورجین اصلی در ارقام کلزا، وابستگی زیادی به شرایط محیطی دارد. تأخیر در کاشت و گرمای انتهایی فصل رشد منجر به محدودیت‌های فیزیولوژیکی در طول دوره‌ی خورجین‌دهی می‌گردد که مرتبط با رشد ضعیف گیاه و توسعه‌ی محدود برگ می‌باشد، لذا عرضه‌ی مواد پرورده به انتهای گل آذین را محدود کرده و تعداد خورجین در ساقه‌ی اصلی کاهش پیدا می‌کند (دینباراک، ۲۰۰۰).



شکل ۴-۷. اثر متقابل سال × تاریخ کاشت بر تعداد خورجین اصلی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

بررسی نتایج مقایسه میانگین اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد خورجین اصلی نشان می‌دهد که ژنوتیپ GKH3705 در تاریخ کاشت معمول بالاترین (۷۵ عدد خورجین) و ژنوتیپ GKH0224 در تاریخ کاشت تأخیری کمترین تعداد خورجین اصلی را داشتند (۳۴ عدد خورجین) (شکل ۴-۸).

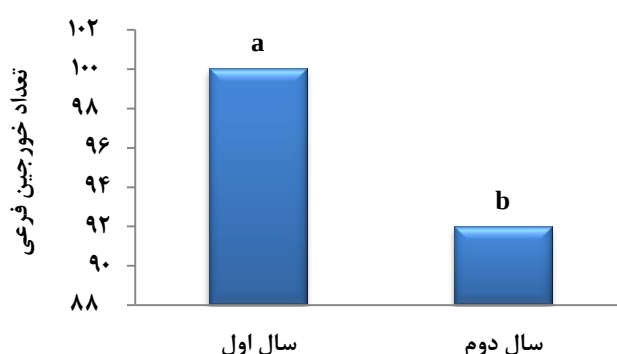


شکل ۴-۸. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر تعداد خورجین اصلی کلزا. حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

یوسفی و همکاران (۲۰۱۱) نیز کاهش تعداد خورجین در نه گونه‌ی مختلف جنس براسیکا را در شرایط تنش کم‌آبی در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی گزارش کرده‌اند. صداقت و همکاران (۲۰۰۳) بیان داشتند که تعداد خورجین در کلزا به میزان زیادی تحت تأثیر محیط بوده و تعداد خورجین‌ها به مراتب کمتر از تعداد گل‌های باز شده می‌باشد. فرجی و همکاران (۲۰۰۹) نیز اظهار داشتند که در کلزا قسمت عمده‌ی کاهش شدید تعداد خورجین در شرایط تنش، از ریزش گل و خورجین ناشی می‌شود تا کاهش در تعداد گل‌هایی که به وجود آمده‌اند. زاکیرولاه و همکاران (۲۰۰۰) نیز مشاهده کردند که در شرایط تنش رطوبتی، تعداد خورجین در ساقه‌ی اصلی و تعداد دانه در بوته‌ی لاین‌های کلزای حساس به خشکی کاهش شدیدی یافت، در حالی که در لاین‌های متحمل به خشکی کاهش یاد شده در سطح آماری معنی‌دار نبودند.

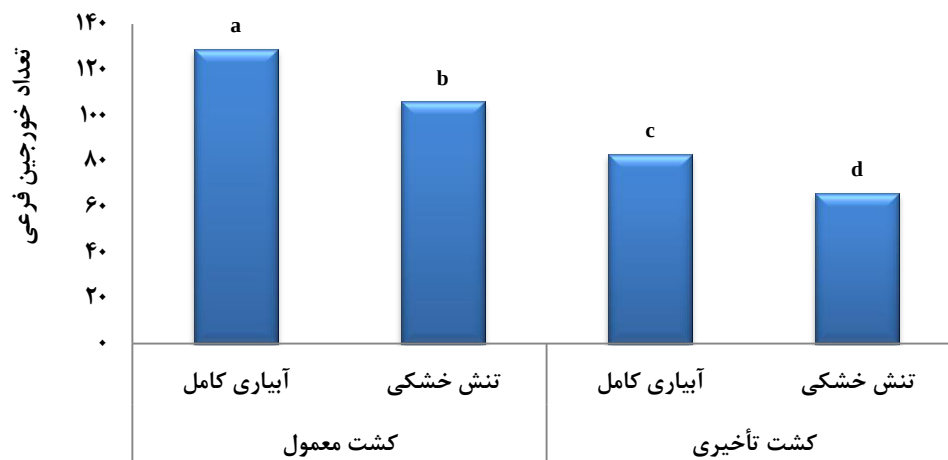
۴-۱۲-۵- تعداد خورجین فرعی

تعداد خورجین فرعی نیز تحت تأثیر تیمارهای آزمایش قرار گرفت و اثر سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و ترکیب تیماری تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بودند (جدول پیوست ۱). براساس مقایسه میانگین انجام شده مشخص گردید که تعداد خورجین فرعی در سال اول از افزایش ۸ درصدی نسبت به سال دوم برخوردار بود (شکل ۴-۹).



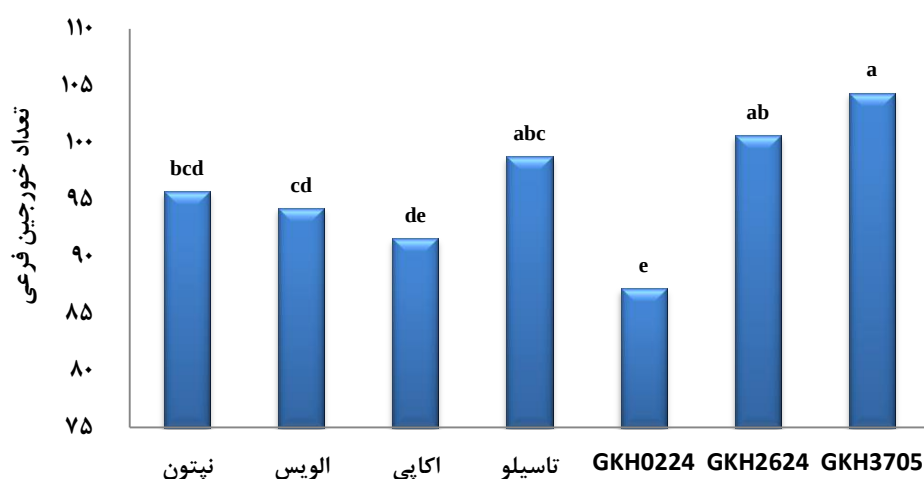
شکل ۴-۹. اثر ساده‌ی سال بر تعداد خورجین فرعی.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

با توجه به بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری در شکل ۴-۱۰، می‌توان نتیجه گرفت که تاریخ کاشت معمول در شرایط آبیاری کامل بیشترین (۱۲۹ عدد خورجین) و کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی کمترین تعداد خورجین فرعی را به خود اختصاص دادند (۶۶ عدد خورجین). علت این کاهش مربوط به کمبود عرضه‌ی مواد فتوسنتزی در شرایط تنش می‌باشد که باعث عدم تأمین مواد فتوسنتزی به میزان کافی برای خورجین‌ها و در نتیجه ریزش آن‌ها و در نهایت کاهش تعداد خورجین شده است.



شکل ۴-۱۰. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر تعداد خورجین فرعی.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

در این مطالعه، متفاوت بودن ژنوتیپ‌ها سبب شد تا تعداد خورجین فرعی نیز، تفاوت معنی داری داشته باشند و بیشترین تعداد این صفت به ژنوتیپ GKH3705 (۱۰۴ عدد خورجین) و کمترین آن به ژنوتیپ GKH0224 اختصاص داشتند (۸۷ عدد خورجین) (شکل ۴-۱۱). به نظر می‌رسد که علت این موضوع تولید کمتر شاخه‌ها در ژنوتیپ GKH0224 نسبت به سایر ژنوتیپ‌های مورد بررسی باشد.

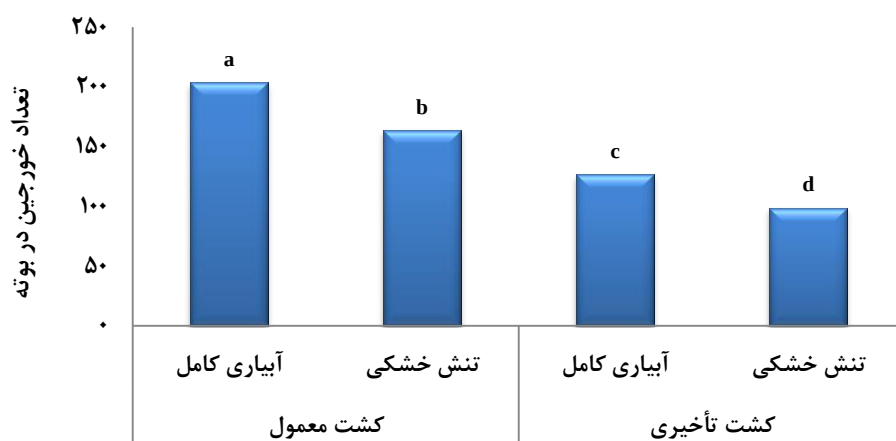


شکل ۴-۱۱. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد خورجین فرعی.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

دانشمند و همکاران (۱۳۸۵) نیز کاهش تعداد خورجین در شاخه‌های فرعی کلزا در اثر کمبود آب را گزارش کرده‌اند. در گزارش عبدی‌پور و همکاران (۱۳۸۵) ذکر شده که تنش خشکی در مراحل گل دهی و خورجین‌دهی سویا موجب کاهش تعداد خورجین در شاخه‌های جانبی گردیده است.

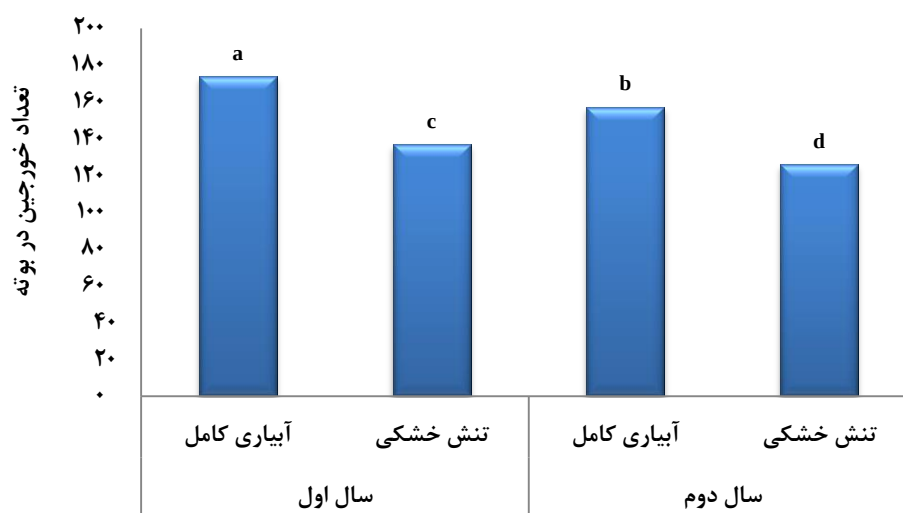
۴-۱-۶- تعداد خورجین در بوته

تعداد خورجین در بوته را می‌توان یکی از مهم‌ترین اجزای تشکیل دهنده‌ی عملکرد به حساب آورد، زیرا خورجین‌ها حاوی دانه بوده و در مراحل اولیه‌ی پر شدن دانه از طریق انجام فتوسنتز در رشد و تکامل دانه‌ها مشارکت می‌کنند. نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که تعداد خورجین در بوته تحت تأثیر اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و همچنین برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری و تاریخ کاشت×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد و سال×آبیاری و سال×تاریخ کاشت در سطح احتمال پنج درصد قرار گرفتند (جدول پیوست ۱). نتایج این تحقیق نشان داد که در برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری، بیشترین تعداد خورجین در بوته از ترکیب تیماری تاریخ کاشت معمول در شرایط آبیاری کامل (۲۰۴ عدد خورجین) و کمترین آن از کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی به دست آمد (۹۹ عدد خورجین) (شکل ۴-۱۲).



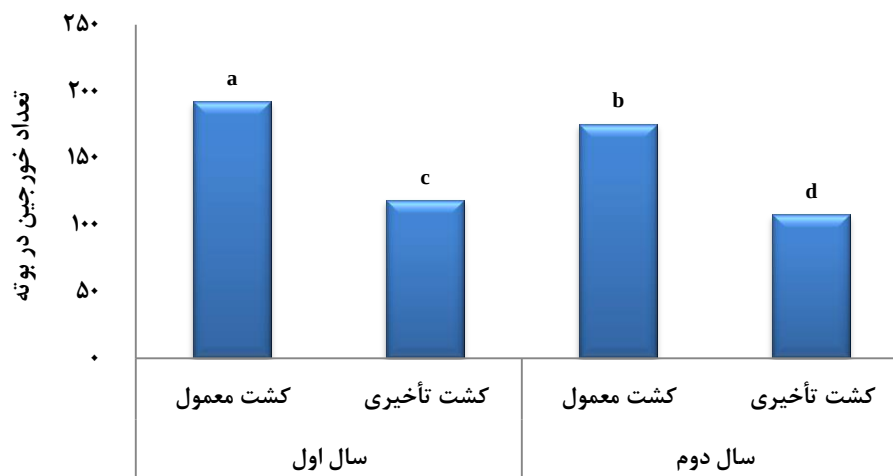
شکل ۴-۱۲. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر تعداد خورجین در بوته کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

طبق نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل سال×آبیاری، تیمار شاهد (آبیاری کامل) در سال اول نسبت به تیمار تنش خشکی در سال دوم از افزایش ۳۸ درصدی تعداد خورجین در بوته برخوردار بود (شکل ۴-۱۳).

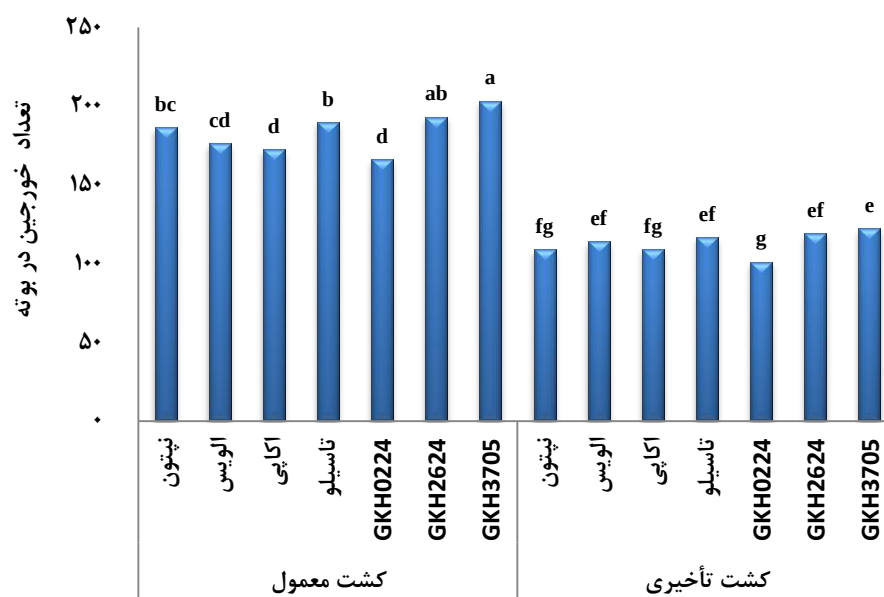


شکل ۴-۱۳. اثر متقابل سال×آبیاری بر تعداد خورجین در بوته کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

باتوجه به نتایج بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت در شکل ۴-۱۴، تأخیر در کاشت از تاریخ ۲۰ مهر به پنج آبان موجب کاهش تعداد خورجین در بوته گردید که ممکن است به دلیل کاهش طول دوره‌ی رشد و کاهش تغذیه‌ی مناسب باشد. مقایسه میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×ژنوتیپ نشان می‌دهد که در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، ژنوتیپ GKH3705 در تاریخ کاشت معمول بیشترین (۲۰۳ عدد خورجین) و ژنوتیپ GKH0224 در تاریخ کاشت تأخیری کمترین تعداد خورجین در بوته را داشتند (۱۰۱ عدد خورجین) (شکل ۴-۱۵).



شکل ۴-۱۴. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر تعداد خورجین در بوته کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.



شکل ۴-۱۵. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر تعداد خورجین در بوته کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

از آنجایی که عملکرد دانه تا حد زیادی وابسته به تعداد خورجین در بوته است و ژنوتیپ GKH3705 تعداد خورجین بیشتری تولید می‌کند به این جهت این ژنوتیپ عملکرد بالایی دارد. صفت عملکرد دانه، وراثت‌پذیری پایین‌تری دارد و تا حد زیادی توسط عوامل محیطی کنترل می‌شود (دینبراک،

۲۰۰۰). به نظر می‌رسد یکی از دلایل کاهش تعداد خورجین در بوته در پی اعمال تنش رطوبتی، به علت محدودیت عرضه‌ی مواد پرورده به انتهای گل آذین و یا افت قدرت مقصد در اثر تغییرات هورمونی پایان فصل می‌باشد (سیناکی و همکاران، ۲۰۰۷). همچنین سائیت و همکاران (۱۹۸۷) گزارش کردند که دیواره‌ی خورجین در حال رشد، با دانه‌های در حال توسعه، برای جذب مواد فتوسنتزی به شدت رقابت می‌کنند که در زمان افزایش تنش‌های محیطی این رقابت بیشتر شده و منجر به کاهش عملکرد دانه کلزا از طریق ریزش خورجین‌ها می‌گردد. اثر خشکی بر تعداد خورجین در بوته کاهش معنی داری را نشان داد. یعنی در کلزا دوره‌ی گل‌دهی و مراحل نمو خورجین‌ها و پرشدن دانه از نظر نیاز به آب، مراحل بحرانی بوده و در صورت عدم تأمین آب کافی تعداد خورجین در بوته کاهش می‌یابد (سیناکی و همکاران، ۲۰۰۷). کاهش شدید تعداد خورجین در گیاه در شرایط تنش می‌تواند به دلیل ریزش گل‌ها و سقط خورجین‌ها در شرایط تنش باشد. به نظر می‌رسد کمبود عرضه‌ی مواد فتوسنتزی در شرایط تنش باعث عدم تأمین مواد فتوسنتزی به میزان کافی برای خورجین‌ها و ریزش آن‌ها و در نهایت کاهش تعداد مناسب خورجین می‌شود (شیرانی‌راد و همکاران، ۲۰۱۰). به این ترتیب می‌توان گفت پتانسیل تولید تعداد خورجین در بوته در ارقام کلزا وابستگی زیادی به شرایط محیطی دارد. تأخیر در کاشت و گرمای انتهای فصل منجر به محدودیت‌های فیزیولوژیکی در طول دوره‌ی گل‌دهی می‌گردد که مرتبط با رشد ضعیف گیاه و توسعه‌ی محدود برگ می‌باشند، لذا عرضه‌ی مواد پرورده به انتهای گل‌آذین را محدود کرده و تعداد خورجین در بوته کاهش پیدا می‌کند (دیینبراک، ۲۰۰۰). معنی‌دار شدن اثر سال در تاریخ کاشت و اثر تاریخ کاشت در ژنوتیپ بر وزن هزار دانه، نشان از تأثیرپذیری تعداد خورجین در بوته از شرایط متفاوت در تاریخ‌های مختلف کاشت و همچنین عکس‌العمل متفاوت ارقام در سال‌های مختلف آزمایش می‌تواند داشته باشد. کاهش عملکرد دانه توسط دوره‌ی کوتاهی از تنش آب در موقع طویل شدن ساقه، گل‌دهی و رشد خورجین‌ها به علت کاهش تعداد خورجین‌ها در بوته است (سیناکی و همکاران، ۲۰۰۷).

۴-۱-۷- طول خورجین اصلی، فرعی و بوته

نتایج تجزیه واریانس مرکب تیمارها نشان داد که تنها اثرات اصلی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد بر طول خورجین اصلی، فرعی و بوته معنی‌دار بود (جدول پیوست ۲). بررسی مقایسه میانگین اثرات اصلی تیمارها (سال، تاریخ کاشت و آبیاری) نشان می‌دهد که در سال اول آزمایش، طول خورجین اصلی، طول خورجین فرعی و طول خورجین بوته (به ترتیب معادل ۷۲ و ۶۲ و ۶۷ میلی‌متر) بیشتر از سال دوم آزمایش بود (جدول ۴-۴). همچنین تاریخ کشت معمول بیشترین طول خورجین اصلی و فرعی و بوته را داشت (جدول ۴-۵) و قطع آبیاری از خورجین‌دهی به بعد سبب کاهش ۲۰ و ۲۷ و ۲۴ درصدی طول خورجین اصلی، فرعی و بوته در مقایسه با تیمار شاهد (آبیاری کامل) شد (جدول ۴-۶).

جدول ۴-۴. مقایسه میانگین اثر ساده‌ی سال بر طول خورجین اصلی، فرعی و بوته.

تیمار	طول خورجین اصلی (میلی‌متر)	طول خورجین فرعی (میلی- متر)	طول خورجین بوته (میلی‌متر)
سال اول	۷۲ ^a	۶۲ ^a	۶۷ ^a
سال دوم	۶۶ ^b	۵۴ ^b	۶۰ ^b

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

جدول ۴-۵. مقایسه میانگین اثر ساده‌ی تاریخ کاشت بر طول خورجین اصلی، فرعی و بوته.

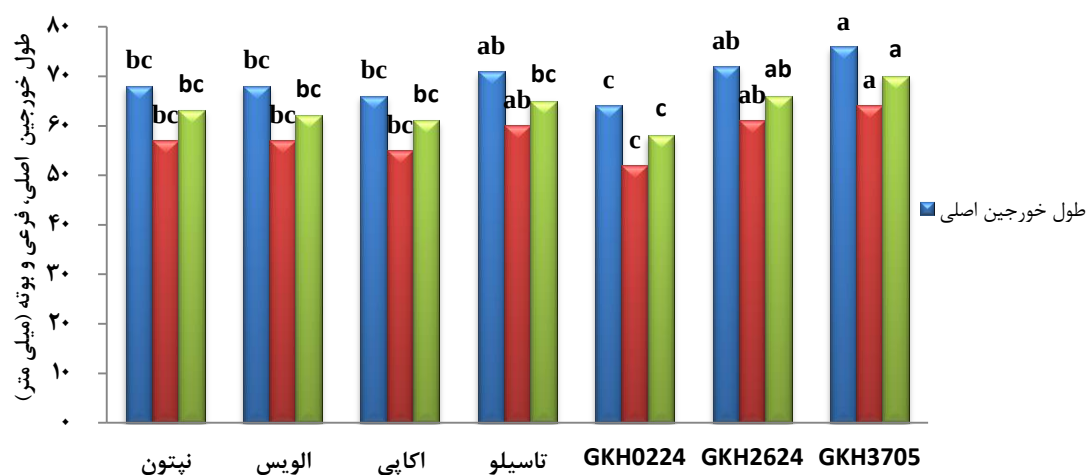
تیمار	طول خورجین اصلی (میلی‌متر)	طول خورجین فرعی (میلی- متر)	طول خورجین بوت (میلی‌متر)
کشت معمول	۷۲ ^a	۷۷ ^a	۲۶ ^a
کشت تأخیری	۴۴ ^b	۵۰ ^b	۱۳ ^b

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

جدول ۴-۶. مقایسه میانگین اثر ساده‌ی آبیاری بر طول خورجین اصلی، فرعی و بوته.

تیمار	طول خورجین اصلی (میلی‌متر)	طول خورجین فرعی (میلی- متر)	طول خورجین بوته (میلی‌متر)
آبیاری کامل	۷۶ ^a	۶۵ ^a	۷۱ ^a
تنش خشکی	۶۳ ^b	۵۱ ^b	۵۷ ^b

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.



شکل ۴-۱۶. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر طول خورجین ساقه‌ی اصلی، فرعی و بوته. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

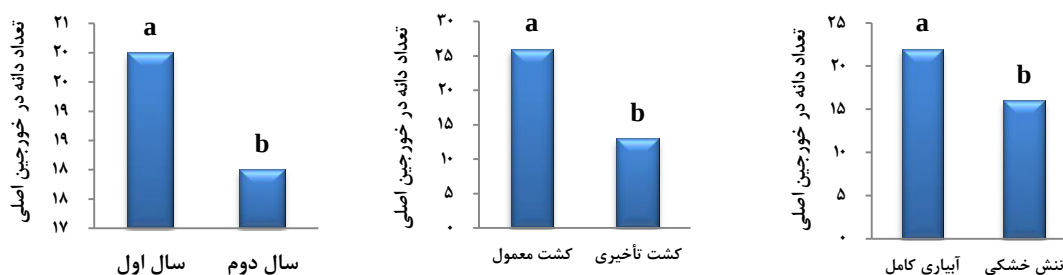
طبق نتایج مقایسه میانگین اثر اصلی ژنوتیپ، ژنوتیپ GKH3705 در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی بیشترین طول خورجین اصلی، فرعی و بوته را داشت (شکل ۴-۱۶). بیشتر بودن طول خورجین در بسیاری از ارقام مهمتر از تعداد خورجین در بوته است، زیرا ژنوتیپ‌هایی که دارای طول خورجین بیشتری هستند، عملکرد دانه‌ی بیشتری دارند که دلیل این امر، افزایش تعداد بذر در خورجین‌های طولی‌تر می‌باشد. طول خورجین در کلزا از جمله صفاتی است که به طور غیرمستقیم بر عملکرد دانه تأثیرگذار است و ارقامی از کلزا که دارای تعداد کمتری خورجین در بوته و در عوض طول خورجین بلندتری باشند، مطلوب‌تر هستند و علت آن را مربوط به افزایش ظرفیت تعداد دانه و افزایش سطح فتوسنتزکننده‌ی خورجین متناسب

با افزایش طول آن دانسته‌اند (رائو و مندهام، ۱۹۹۱). سطح خورجین به عنوان یک سطح فتوسنتزی فعال از اهمیت ویژه‌ای برخوردار بوده و به طور معمول یک سوم وزن دانه‌های کلزا از طریق فتوسنتز خورجین‌ها تأمین می‌گردد و بین مساحت دیواره‌های خورجین در کلزا با تعداد دانه در خورجین همبستگی مثبت و معنی‌دار وجود دارد (سیرین واسا و مورگان، ۱۹۹۶). نتایج مطالعات نشان داده است که غلاف یک اندام فتوسنتزی مهم است که در جهت تثبیت دوباره‌ی کربن حاصل از تنفس دیواره‌ی غلاف و انتقال آن به دانه‌ی در حال رشد عمل می‌کند (ما و همکاران، ۲۰۰۱). با بروز تنش خشکی و کاهش میزان مواد فتوسنتزی از میزان رشد خورجین و در نهایت مساحت آن‌ها به ویژه هنگام پر شدن دانه کاسته و در نهایت عملکرد دانه کاهش می‌یابد (رایت و همکاران، ۱۹۹۶) کاهش فتوسنتز و ارسال فرآورده‌های فتوسنتزی به خورجین‌ها در اثر تنش خشکی، مهم‌ترین عامل کاهش طول خورجین و به دنبال آن عملکرد دانه می‌باشد (اوهارا و همکاران، ۲۰۰۹). شعبانی و همکاران (۱۳۸۹) نیز بیان داشتند که اعمال تنش کم‌آبی در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی گیاه کلزا تأثیر معنی‌داری بر طول خورجین در ساقه‌ی اصلی و شاخه‌های فرعی ژنوتیپ پائیزه لیکورد نداشت. همچنین تفاوت در بین ۷ ژنوتیپ کلزای مورد بررسی از نظر طول خورجین به تفاوت‌های ژنتیکی بین آن‌ها مرتبط می‌باشد. حسین‌زاده و همکاران (۲۰۱۰) نیز تفاوت از نظر خصوصیات فیزیکی خورجین نظیر طول آن را در سه ژنوتیپ کلزای ارقام Opera، Okapi و Zarfam گزارش کردند.

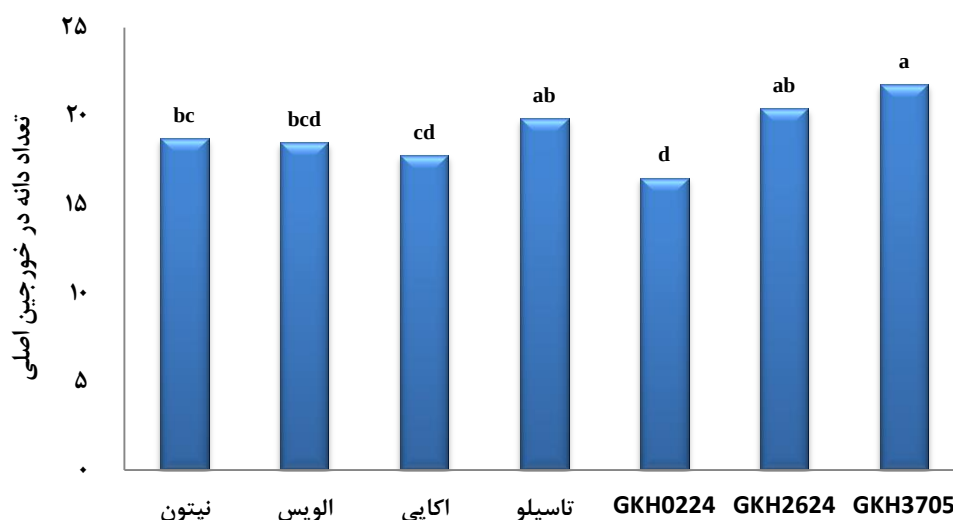
۴-۱-۸- تعداد دانه در خورجین اصلی

بر اساس نتایج جدول تجزیه واریانس مشخص گردید که تنها اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ بر تعداد دانه در خورجین اصلی معنی‌دار بودند (در سطح احتمال یک درصد) و برهم کنش هیچ کدام از تیمارها معنی‌دار نبود (جدول پیوست ۲). براساس نتایج مقایسه میانگین اثرات اصلی تیمارها (سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ) مشخص گردید که بیشترین تعداد دانه در خورجین اصلی، از سال اول کاشت، از تاریخ کاشت معمول و از شرایط آبیاری کامل (به ترتیب معادل ۲۰، ۲۶ و ۲۲ عدد دانه) به

دست آمد (شکل ۴-۱۷). از نظر مقایسه میانگین اثر اصلی ژنوتیپ، بیشترین تعداد دانه در خورجین اصلی از ژنوتیپ GKH3705 با ۲۲ عدد خورجین به دست آمد (شکل ۴-۱۸).



شکل ۴-۱۷. اثر اصلی سال، تاریخ کاشت و آبیاری بر تعداد دانه در خورجین اصلی. حروف متفاوت نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

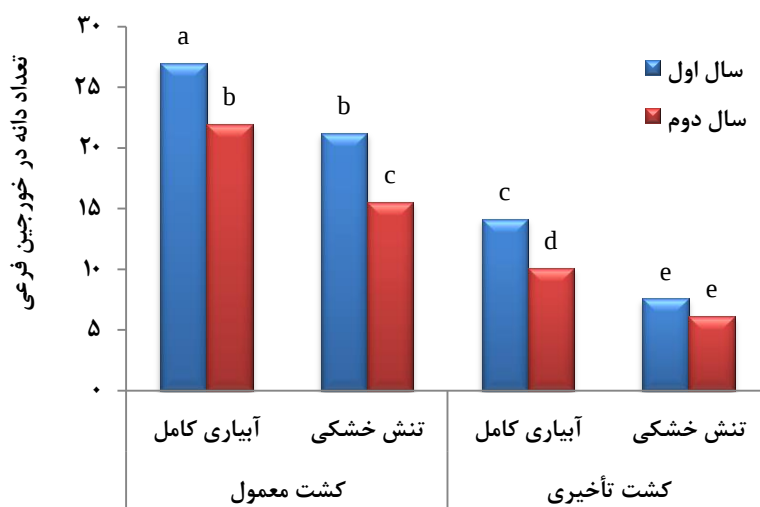


شکل ۴-۱۸. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد دانه در خورجین اصلی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

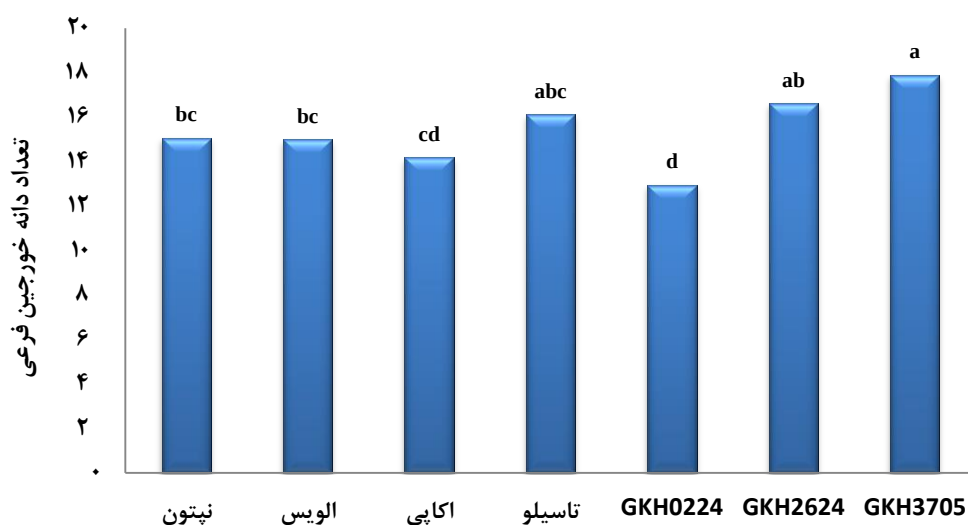
۴-۱-۹- تعداد دانه در خورجین فرعی

براساس (جدول پیوست ۲) اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و ترکیب تیماری سال×تاریخ کاشت و سال×تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال یک درصد بر صفت تعداد دانه در خورجین فرعی معنی‌دار بودند. براساس نتایج حاصل از مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری،

بیشترین تعداد دانه در خورجین فرعی مربوط به سال اول کشت معمول در شرایط آبیاری کامل بود (۲۷ عدد دانه) (شکل ۴-۱۹). مقایسه میانگین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در این آزمایش نشان داد که ژنوتیپ GKH3705 با تولید ۱۸ عدد دانه و ژنوتیپ GKH0224 با ۱۳ عدد دانه به ترتیب بیشترین و کمترین تعداد دانه در خورجین فرعی را داشتند (شکل ۴-۲۰).



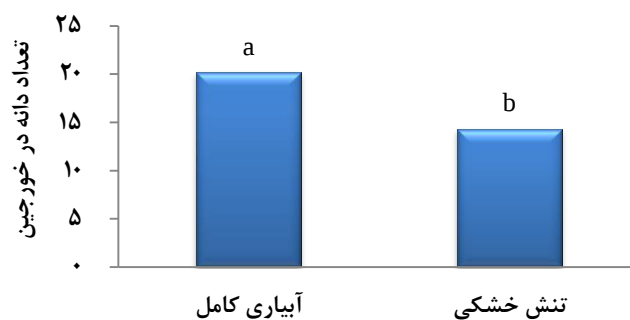
شکل ۴-۱۹. اثر متقابل سال × تاریخ کاشت × آبیاری بر تعداد دانه در خورجین فرعی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.



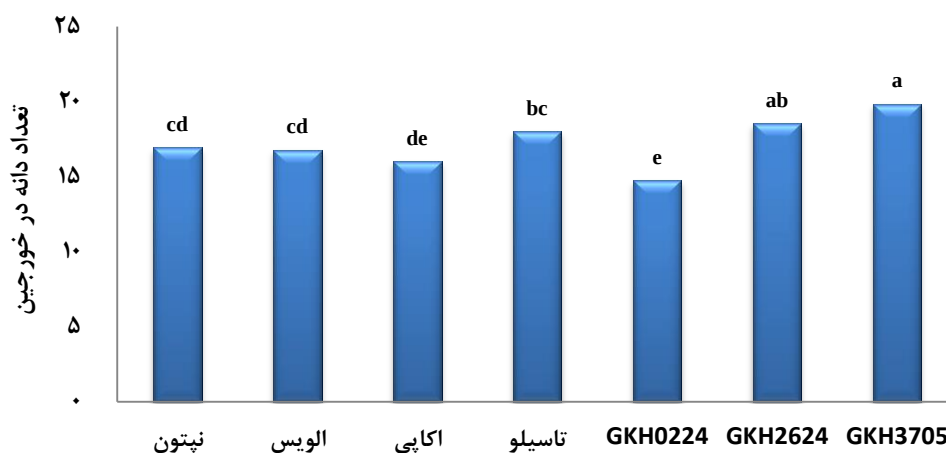
شکل ۴-۲۰. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد دانه در خورجین فرعی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

۴-۱-۱۰- تعداد دانه در خورجین

نتایج تجزیه واریانس مرکب صفت مورد بررسی نشان داد که اختلاف معنی داری در اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ (در سطح احتمال یک درصد) و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت (در سطح احتمال پنج درصد) وجود دارد (جدول پیوست ۲). برای اثرات ساده‌ی تیمارهای مورد آزمون باید بیان نمود که تیمار آبیاری کامل با تولید ۲۰ عدد دانه، بیشترین تعداد دانه در خورجین را داشت (شکل ۴-۲۱) و همچنین اختلاف معنی داری بین ژنوتیپ‌ها در تعداد دانه در خورجین مشاهده شد یعنی تعداد دانه در خورجین تحت تأثیر عوامل ژنتیکی نیز قرار می‌گیرد که بیشترین و کمترین به ترتیب در ژنوتیپ‌های GKH3705 و GKH0224 با ۲۰ و ۱۴ عدد دانه مشاهده شد (شکل ۴-۲۲).

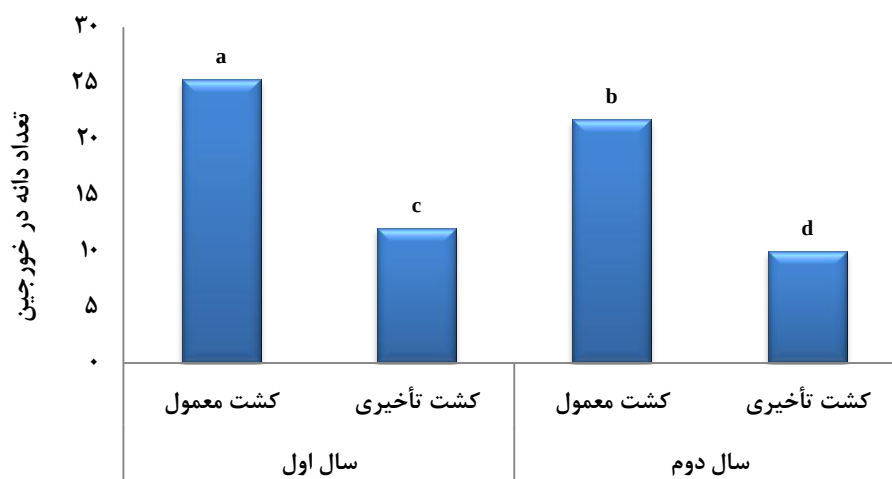


شکل ۴-۲۱. اثر ساده‌ی آبیاری بر تعداد دانه در خورجین کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی دار بین تیمارها می‌باشد.



شکل ۴-۲۲. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر تعداد دانه در خورجین کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی دار بین تیمارها می‌باشد.

براساس شکل ۴-۲۳، نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت نشان می‌دهد که کاشت دیرتر از موعد سبب کاهش تعداد دانه در خورجین گردید. بالاترین تعداد دانه در خورجین از ترکیب تیماری تاریخ کاشت معمول در سال اول کشت (۲۵ عدد) به‌دست آمد.



شکل ۴-۲۳. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر تعداد دانه در خورجین. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

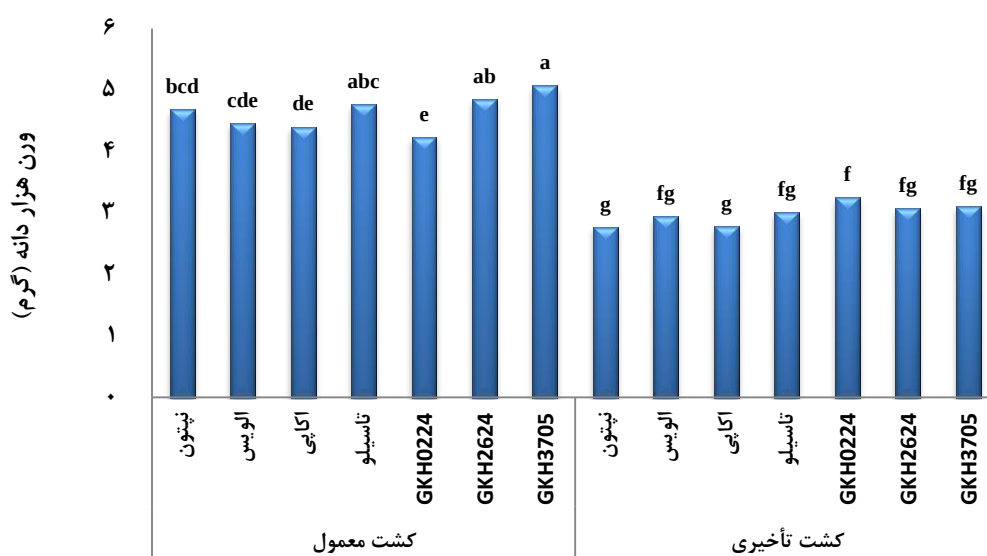
تعداد دانه در خورجین از عوامل موثر و تعیین کننده‌ی عملکرد دانه در کلزا است، هر عاملی که تعداد دانه را افزایش دهد سبب بالا رفتن عملکرد دانه نیز می‌شود، البته افزایش تعداد دانه در خورجین دارای محدودیت است، زیرا که ظرفیت تولید این جزء از عملکرد، بیشتر تحت تأثیر عامل ژنتیکی است. به نظر می‌رسد که طی مرحله‌ی زایشی، کمبود آب موجب کاهش قدرت مخزن در جذب مواد فتوسنتزی شده و همین عامل در افت تعداد گل‌های بارور در گیاه مؤثر می‌باشد (مندهام و همکاران، ۱۹۸۴). در پژوهشی، کاهش محسوس تعداد دانه در خورجین در شش ژنوتیپ کلزا از ۲۷/۸ عدد در تیمار شاهد به ۲۳/۴ عدد در شرایط تنش کم‌آبی، در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی گزارش شده است (توحیدی‌مقدم و همکاران، ۲۰۱۱). هر چقدر تعداد دانه در خورجین بیشتر باشد مخزن بزرگتری برای مواد فتوسنتزی تولید شده توسط گیاه ایجاد می‌شود و در نتیجه عملکرد دانه افزایش خواهد یافت. براساس نتایج اکثر آزمایشات، تأخیر در کاشت و تنش خشکی باعث کاهش تعداد دانه در خورجین می‌شود. با تنش خشکی میزان تنفس خورجین-

ها به سرعت افزایش می‌یابد که سبب اتلاف بیش از حد مواد فتوسنتزی می‌شود. بنابراین مواد غذایی کافی به دانه‌ها نرسیده و درصد دانه در خورجین کاهش می‌یابد (مندهام و همکاران، ۱۹۸۴). کاهش این جزء از عملکرد در اثر تأخیر در کاشت با نتایج رهنما نیز مطابقت دارد (رهنما، ۲۰۰۵). مروجی و همکاران (۲۰۱۷) گزارش کردند که ایجاد تنش در مرحله خورجین‌دهی از طریق محدودیت در فراهمی آسیمیلات‌های فتوسنتزی در فاز رویشی تأثیر گذاشته و در نهایت باعث کاهش تعداد دانه در خورجین گردیده است. اثر تنش خشکی بر تعداد دانه در بوته معنی‌دار و باعث کاهش در تعداد آن‌ها شد که در نتایج دیگران نیز نتیجه مشابهی دیده می‌شود (بیرون‌آرا و همکاران، ۲۰۱۱). کمبود آب در مرحله خورجین‌دهی باعث ریزش خورجین شده که در نهایت سبب کاهش تعداد دانه در بوته می‌شود. محدودیت تأمین مواد فتوسنتزی و دیگر عوامل محیطی (خشکی) نیز بر تعداد دانه در بوته در گیاه کلزا موثر است. تلفیق گرما و خشکی زیاد در زمان تشکیل خورجین، به شدت رشد خورجین و تشکیل دانه‌ها، اندازه‌ی دانه و میزان روغن را تحت تأثیر قرار می‌دهد. تعداد دانه در بوته یکی از صفات تعیین‌کننده کلزا محسوب می‌شود. هر چه قدر تعداد دانه در بوته بیشتر باشد مخزن بزرگ‌تری برای مواد فتوسنتزی تولید شده توسط گیاه ایجاد می‌شود و در نتیجه عملکرد دانه افزایش خواهد یافت. دین و همکاران (۲۰۱۱) گزارش دادند که کاهش تعداد خورجین در گیاه و تعداد دانه در بوته در شرایط تنش خشکی در مرحله‌ی خورجین‌دهی باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در کلزا شد.

۴-۱-۱۱- وزن هزاردانه

وزن هزاردانه یکی از مهمترین فاکتورهای تعیین‌کننده‌ی عملکرد دانه است، وجود دانه‌های بزرگ که به خوبی پر شده باشند سبب افزایش عملکرد می‌گردد. تنش در این مرحله، از طریق قطع فتوسنتز گیاه، باعث کاهش سنتز آسیمیلات‌های مورد نیاز برای پر شدن دانه شده که نتیجه‌اش کاهش وزن و چروکیدگی دانه می‌شود (شیرانی‌راد و زندی، ۲۰۱۲). نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که وزن هزار دانه

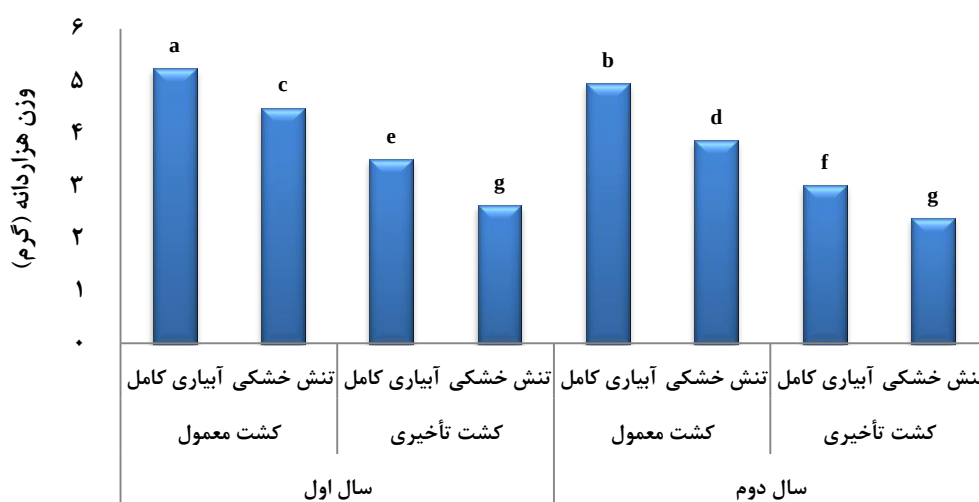
تحت تأثیر اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ترکیب تیماری سال×تاریخ کاشت×آبیاری (در سطح احتمال یک درصد) و برهم‌کنش تاریخ کاشت×ژنوتیپ و تاریخ کاشت×آبیاری (در سطح احتمال ۵ درصد) معنی‌دار شدند (جدول پیوست ۳). نتایج حاصل از بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×ژنوتیپ نشان می‌دهد که بیشترین وزن هزاردانه از ژنوتیپ GK3705 در تاریخ کاشت معمول (۵/۰۷ گرم) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون در تاریخ کشت تأخیری به‌دست آمد (۲/۷۷ گرم) (شکل ۴-۲۴).



شکل ۴-۲۴. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر وزن هزاردانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری در شکل ۴-۲۵ نشان می‌دهد که آبیاری کامل در سال اول کشت معمول، بیشترین وزن هزار دانه (۵/۲۴ گرم) و تنش خشکی در سال دوم کشت تأخیری کمترین وزن هزاردانه را به خود اختصاص دادند (۲/۳۹ گرم). در شرایط تنش خشکی، روزنه‌ها بسته شده و جذب آب و املاح توسط گیاه کم شده و به دنبال آن سرعت فتوسنتز کاهش می‌یابد. در کشت‌های تأخیری، دوره‌ی پر شدن دانه با درجه حرارت‌های بالای محیط همراه بوده و گرما مانع از پر شدن بهینه‌ی دانه‌ها می‌شود (بشیر، ۲۰۱۰). تنش خشکی به واسطه‌ی اختلال در فتوسنتز گیاه، باعث کاهش سنتز آسیمیلات‌های لازم برای پر شدن دانه‌ها شده و با اختلال در انتقال آسیمیلات‌های تولید شده باعث چروکیدگی و

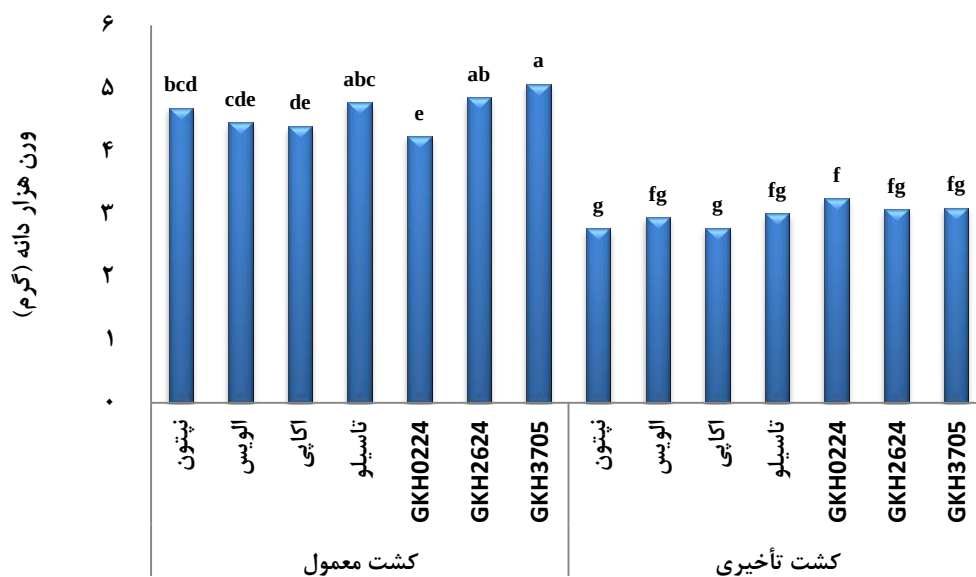
کاهش وزن دانه‌ها می‌گردد. در این شرایط، گیاه حتی با انتقال مجدد ذخایر اندوخته شده‌ی خود نیز نمی‌تواند کاهش آسیمیلات ناشی از تنش را جبران نماید و این وضعیت منجر به کاهش وزن دانه‌ها می‌گردد. وزن هزار دانه آخرین جزء عملکرد است که در گیاه شکل می‌گیرد. طبیعی است که هر چقدر دانه زودتر تشکیل گردد و بیشتر روی بوته بماند، فرصت بیشتری برای انباشت مواد ذخیره‌ای می‌یابد. که در تاریخ کاشت‌های زود نسبت به دیر این اتفاق می‌افتد (میرزایی و همکاران، ۲۰۱۳). پژوهشگران معتقدند کمبود آب و مواد هیدروکربنه پس از گل‌دهی و در طول دوره‌ی نمو خورجین در کاهش وزن دانه مؤثر است، با این حال ارقام کلزا می‌توانند واکنش متفاوتی داشته باشند (رهنما و بخشنده، ۲۰۰۶). در بررسی حاضر نیز، دلیل کاهش وزن هزار دانه در شرایط تنش کم‌آبی می‌تواند به این دلیل باشد که وقوع تنش موجب کاهش جذب آب و املاح و در نتیجه، کاهش فتوسنتز برگ و تولید شیرهای پرورده گردیده است.



شکل ۴-۲۵. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر وزن هزاردانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

۴-۱-۱۲- عملکرد دانه

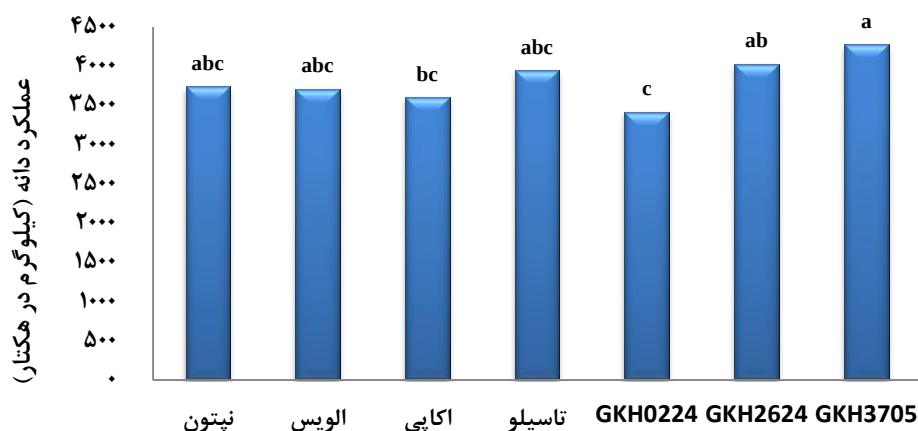
نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌های مربوط به این صفت نشان داد که اثرات اصلی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ (در سطح احتمال یک درصد) و اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری (در سطح احتمال پنج درصد) بر عملکرد دانه معنی‌دار شد (جدول پیوست ۳).



شکل ۴-۲۶. اثر ساده‌ی سال بر عملکرد دانه‌ی کلزا.

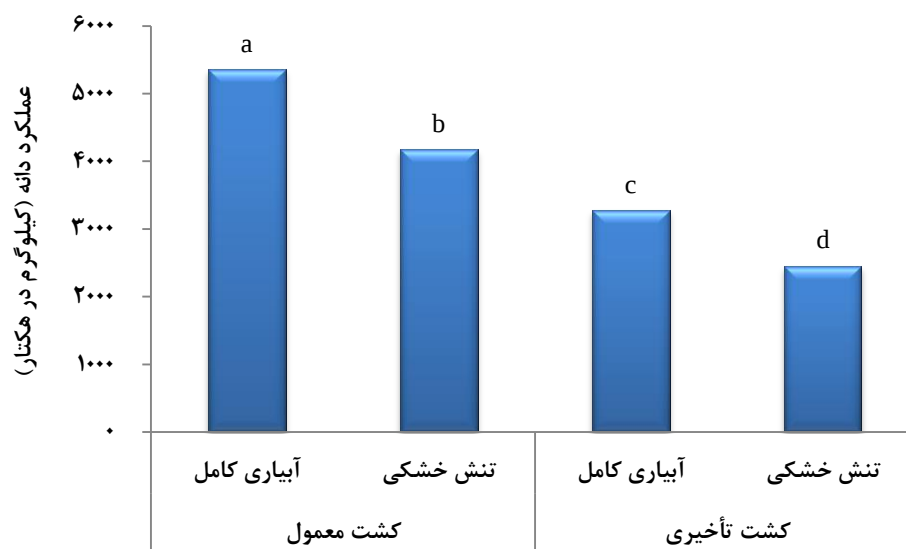
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

براساس شکل ۴-۲۶ کمترین میزان عملکرد دانه مربوط به سال دوم کشت بود (۳۵۶۲ کیلوگرم در هکتار). در سال اول آزمایش، به دلیل تولید زیاد شاخه در بوته و افزایش طول خورجین نسبت به سال دوم، سبب گردید که عملکرد دانه بیشتر از سال دوم گردد (۴۰۶۷ کیلوگرم در هکتار)، در حالی که در سال دوم این امر صادق نبوده و میانگین عملکرد دانه کاهش یافت. مقایسه میانگین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه نشان داد که ژنوتیپ GKH3705 بیش‌ترین مقدار عملکرد دانه را در بین ژنوتیپ‌ها به میزان ۴۲۷۸ کیلوگرم در هکتار تولید کرد و کمترین مربوط به ژنوتیپ GKH0224 به میزان ۳۴۱۳ کیلوگرم در هکتار بود (شکل ۴-۲۷).



شکل ۴-۲۷. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر عملکرد دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

مقایسه میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری نشان داد که بیشترین عملکرد دانه از آبیاری کامل در تاریخ کشت معمول (۵۳۵۴ کیلوگرم در هکتار) و کمترین آن از قطع آبیاری در مرحله خورجین‌دهی در کشت تأخیری (۲۴۵۲ کیلوگرم در هکتار) به دست آمد (شکل ۴-۲۸). با تأخیر در کاشت، سرما از طریق کوتاه نمودن طول دوره‌ی رشد گیاه، باعث کاهش حجم مطلوب کانوپی شده و لذا عملکرد دانه کاهش می‌یابد. با توجه به اینکه مراحل تشکیل و نمو خورجین‌ها در کلزا از نظر نیاز بوته به آب، بحرانی و حساس می‌باشد لذا، اعمال تنش در این مراحل به دلیل اثر نامناسب بر میزان جذب آسیمیلات‌ها موجب کاهش عملکرد دانه می‌شود و چون در کلزا مرحله‌ی گل‌دهی و تشکیل خورجین‌ها، حساس‌ترین مراحل به تنش خشکی محسوب می‌شوند، بنابراین هر گونه تنش با تأثیر سوء بر گل‌دهی و تشکیل خورجین‌ها باعث کاهش عملکرد دانه می‌شود.



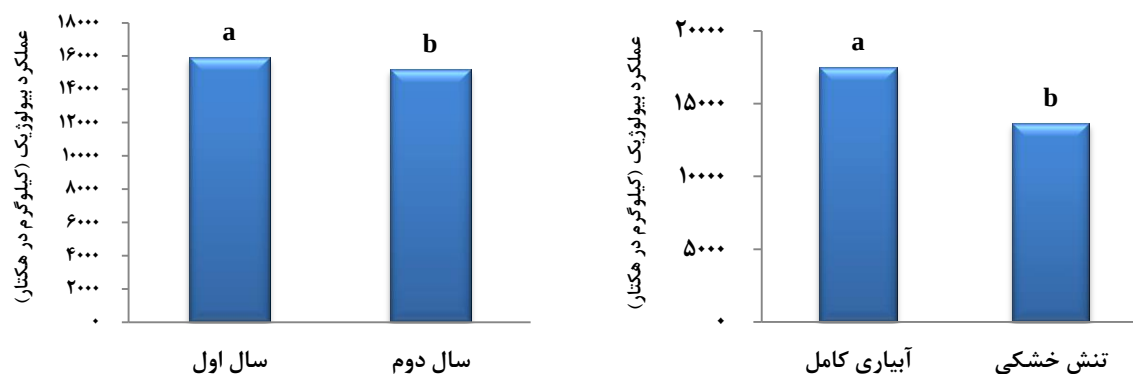
شکل ۴-۲۸. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر عملکرد دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

از دلایل مهم اختلاف معنی‌دار عملکرد دانه در بین ارقام مورد بررسی نیز می‌توان به توانایی آن‌ها در استفاده از امکانات محیطی از جمله مواد غذایی خاک و همچنین تطابق آن‌ها با شرایط محیطی مانند نور و دمای محیط اشاره نمود (طباطبایی و همکاران، ۲۰۱۲). نتایج آزمایشی روی کلزا نشان داد که خشکی در مرحله گل‌دهی باعث کاهش عملکرد دانه و اجزای آن شد (حسن‌زاده و همکاران، ۲۰۰۶). بیشترین کاهش عملکرد کلزا موقعی است که تنش آب در شروع گل‌دهی و خورجین‌دهی اتفاق می‌افتد و در زمان رشد خورجین‌ها ادامه می‌یابد (سیناکی و همکاران، ۲۰۰۷) که با نتایج این آزمایش مطابقت دارد. آبیاری کلزا در مرحله‌ی رویشی موجب طولانی شدن دوره‌ی گل‌دهی و خورجین‌دهی و افزایش تعداد خورجین‌ها و افزایش عملکرد دانه می‌شود که دلیل این موضوع می‌تواند وجود سطح برگ بیشتر در دوره‌ی گل‌دهی و عرضه‌ی بیشتر مواد فتوسنتزی باشد (فناپی و همکاران، ۲۰۰۶). کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در اثر تنش خشکی و همچنین اختلاف معنی‌دار آن در بین ارقام مختلف پیش از این توسط دانشمندان زیادی گزارش شده است (آل‌باراک، ۲۰۰۶؛ سیناکی و همکاران، ۲۰۰۷). احتشامی و همکاران (۲۰۱۵) چهار تاریخ کاشت ۲۰ شهریور، پنج مهر، ۲۰ مهر و پنج آبان را برای کلزا در تهران مورد ارزیابی قرار دادند و بهترین تاریخ کاشت را با

بیشترین عملکرد، ۲۰ شهریور گزارش کردند و بیان کردند که با تأخیر در کاشت عملکرد محصول کاهش پیدا می‌کند.

۴-۱-۱۳- عملکرد بیولوژیک

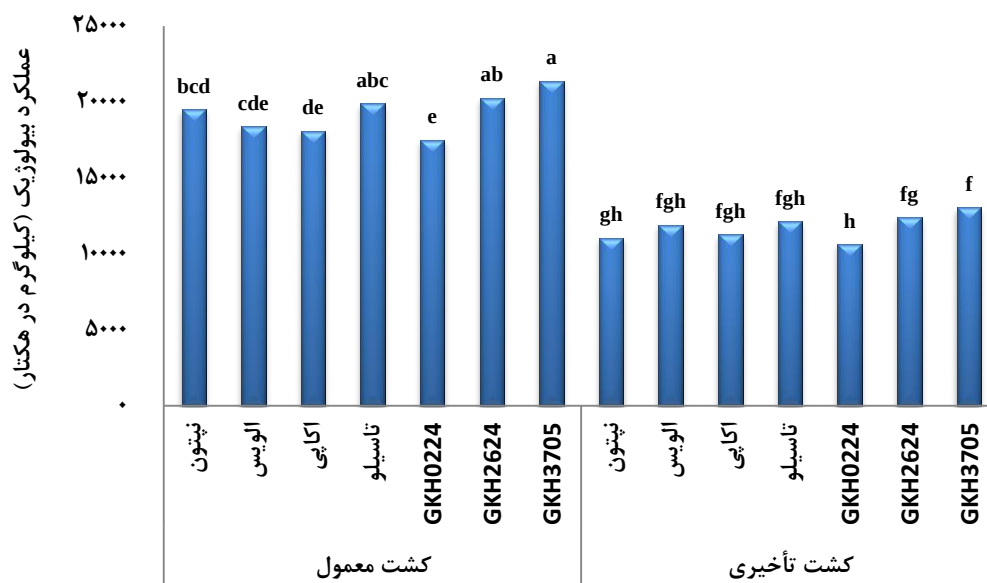
نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد و اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ در سطح پنج درصد بر عملکرد بیولوژیک معنی‌دار شد (جدول پیوست ۳). بر اساس نتایج مقایسه میانگین اثر اصلی سال و آبیاری، بیوماس (زیست توده) تولید شده در تیمار شاهد (آبیاری کامل) (۱۷۴۶۰ کیلوگرم در هکتار) بیشتر از تیمار تنش خشکی (۱۳۶۱۸ کیلوگرم در هکتار) بود و تیمار قطع آبیاری از خورجین‌دهی به بعد سبب کاهش معنی‌دار بیوماس شد. میزان عملکرد بیولوژیک در سال اول ۵ درصد بیشتر از سال دوم کاشت بود (شکل ۴-۲۹).



شکل ۴-۲۹. اثر ساده‌ی سال و تاریخ کاشت بر عملکرد بیولوژیک کلزا.

حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

با توجه به شکل ۴-۳۰، بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×ژنوتیپ نشان می‌دهد که بیشترین عملکرد بیولوژیک مربوط به تاریخ کاشت معمول و ژنوتیپ GKH3705 بوده (۲۱۳۹۰ کیلوگرم در هکتار) و کمترین آن از ژنوتیپ GKH0224 در کشت تأخیری به دست آمد (۱۰۶۴۰ کیلوگرم در هکتار).



شکل ۴-۳۰. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر عملکرد بیولوژیک کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

تأخیر در کاشت، باعث کوتاه شدن طول دوره‌ی کاشت تا رسیدگی می‌شود به طوری که کاهش عملکرد ناشی از تأخیر در کاشت در اثر کاهش زیست توده در زمان رسیدگی می‌باشد. داشتن شاخ و برگ بیشتر (عملکرد ماده‌ی خشک بالاتر)، منجر به تعداد خورجین زیادتر و وزن هزار دانه‌ی بیشتر می‌شود که این عوامل ارتباط بسیار بالای بین عملکرد دانه و عملکرد ماده‌ی خشک را توجیه می‌نماید. کاهش فتوسنتز و در نتیجه کاهش تولید ماده‌ی خشک طی دوره‌ی گل‌دهی، خورجین‌دهی و تشکیل دانه می‌تواند از طریق کاهش یک یا تعداد بیشتری از اجزای عملکرد بر عملکرد دانه تأثیر بگذارد. سیناکی و همکاران (۲۰۰۷) گزارش کردند که تنش خشکی عملکرد ماده‌ی خشک در کلزا را به طور معنی‌داری کاهش می‌دهد. فرجی و همکاران (۲۰۰۹) گزارش کردند که تیمار دیم (بدون آبیاری) به ترتیب باعث کاهش ۲۱ و ۱۸ درصدی ماده خشک و عملکرد دانه ارقام کلزا در مقایسه با تیمار آبیاری مطلوب گردید. گان و همکاران (۲۰۰۴) نیز از آزمایشات خود نتیجه گرفتند که عملکرد بیولوژیک در شرایط دیم به طور معنی‌داری کمتر از شرایط آبیاری مطلوب بود، به طوری که در طی دو سال آزمایش عملکرد بیولوژیک از ۵۸۰۹ و ۵۳۳۸ کیلوگرم در هکتار در

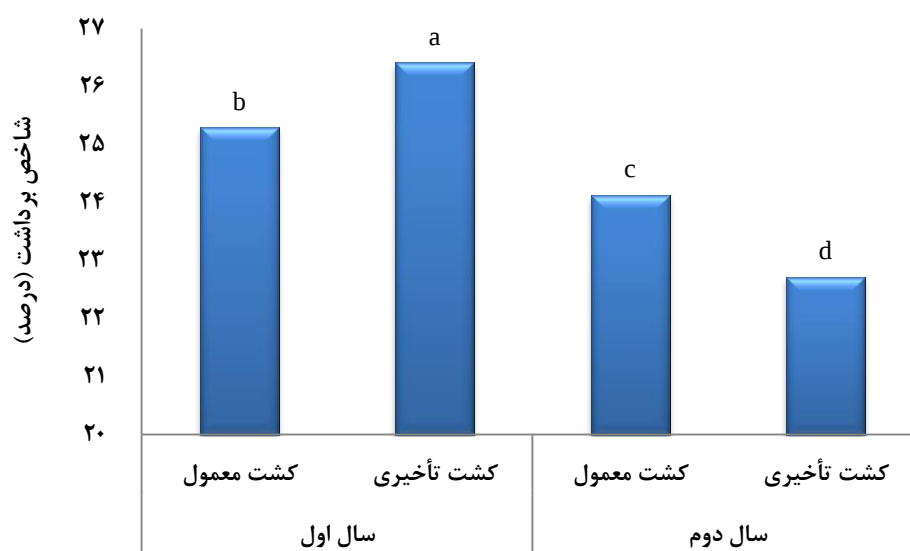
شرایط آبیاری مطلوب به ۳۱۹۲ و ۴۸۱۷ کیلوگرم در هکتار در شرایط دیم تقلیل یافت. افت عملکرد بیولوژیک در شرایط قطع آبیاری از مرحله خورجین‌دهی به بعد نسبت به شرایط آبیاری معمول توسط شیرانی‌راد و همکاران (۱۳۹۰) نیز گزارش شده است. وانگ و همکاران (۲۰۰۵) در آزمایش تأثیر تنش کمبود آب نسبت به آبیاری کامل بر ماده خشک گیاه کلزا نتیجه گرفتند که در تنش کمبود آب، میزان ماده خشک گیاه برداشت شده به طور معنی‌داری کمتر از آبیاری کامل در تیمار شاهد بود. گوناسکرا و همکاران (۲۰۰۶) در آزمایش تأثیر تنش خشکی بر روابط آبی و عملکرد گیاهان کلزا و خردل هندی نتیجه گرفتند که در شرایط تنش کمبود آب، میزان ماده‌ی خشک در همه‌ی تیمارها کاهش یافت اما در نهایت در شرایط تنش کمبود آب مقدار ماده‌ی خشک خردل هندی بیشتر از کلزا بود. در بررسی بانولوس و همکاران (۲۰۰۲) در مورد تولید ماده‌ی خشک کلزا در کالیفرنیا در تیمارهای مختلف آبیاری مشخص گردید که وزن خشک ساقه به طور معنی‌داری تحت تأثیر آبیاری قرار گرفت درحالی که وزن خشک ریشه در تیمارهای مختلف آبیاری یکسان بود. نتایج آزمایشات سیناکی و همکاران (۲۰۰۷) مشخص کرد که تنش کم‌آبی در طی مراحل گل-دهی تا رسیدگی، موجب کاهش عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک گردید. حمزه ای و سلطانی (۲۰۱۲) کاهش محسوس وزن خشک گیاه کلزا را در ژنوتیپ لیکورد از ۱۶۳۸ گرم در مترمربع در تیمار آبیاری با ۴۵۰۰ مترمکعب‌درهکتار به ۸۸۴ گرم‌درمتر مربع در میزان آبیاری ۳۰۰۰ متر مکعب‌درهکتار گزارش کرده اند. در شرایط تنش خشکی پیری زودرس اندام‌های فتوسنتز کننده و همچنین کاهش فتوسنتز جاری گیاه باعث کاهش کل زیست توده‌ی تولیدی می‌گردد. یداللهی و همکاران (۲۰۱۴) گزارش کردند کمبود آب و بروز تنش خشکی در محیط رشد آفتابگردان ژنوتیپ آلستر، باعث کاهش اندازه‌ی گیاه و وزن خشک اندام‌ها، تغییر رنگ برگ‌ها و کم شدن دوام سطح برگ‌ها و کاهش عملکرد می‌شود. در زمان بروز تنش، میزان مواد فتوسنتزی صادر شده از برگ‌ها کاهش می‌یابد، زیرا انتقال شیره از آوند آبکش وابسته به پتانسیل فشار است که در طی تنش کم‌آبی، پتانسیل آب در آوند آبکش کاهش و کاهش در پتانسیل آماس (تورگر) نیز از انتقال مواد فتوسنتزی و در نهایت از مقدار آسیمیلات ذخیره‌ای می‌کاهد (طباطبایی و همکاران، ۱۳۹۰). به عقیده-

ی پژوهشگران تنش خشکی می‌تواند باعث بسته شده روزنه و در نتیجه کاهش جذب دی‌اکسیدکربن، فتوسنتز و تولید ماده‌ی خشک شود به این طریق رشد و تولید محصول را کاهش می‌دهد (شیرانی‌راد و همکاران ۲۰۱۰). اعمال تنش خشکی و کاهش جذب رطوبت کافی موجب کاهش دوره‌ی رشد رویشی و زایشی خواهد شد که به کاهش میزان زیست توده‌ی کل اندام‌های هوایی در تیمارهای تحت تنش می‌انجامد (یازار و همکاران، ۲۰۰۹). سرائی‌تبریزی و همکاران (۲۰۱۲) در مطالعه بر روی سویا به این نتیجه رسیدند که آبیاری کامل بیشترین میزان عملکرد بیولوژیک را برابر ۹۶۹/۷۷ گرم بر مترمربع به خود اختصاص داده و با افزایش تنش آبی این میزان در تیمارهای دیگر کاهش می‌یابد. صمصامی‌پور و همکاران (۲۰۱۶) با بررسی اثر کم‌آبیاری جویچه‌ای یک در میان متناوب در مراحل مختلف رشد ذرت، اظهار داشتند که بیشترین عملکرد بیولوژیک با ۱۸۳۸۵ کیلوگرم در هکتار متعلق به تیمار آبیاری کامل در تمام دوره‌ی رشد و کمترین عملکرد بیولوژیک مربوط به آبیاری یک در میان متناوب در تمام دوره‌ی رشد با ۱۳۱۰۰ کیلوگرم در هکتار بود. افزایش عملکرد بیولوژیک در تیمار آبیاری مطلوب، به دلیل گسترش بیشتر و دوام سبزی‌نگی بیشتر برگ‌ها بوده، که منجر به ایجاد مبدأ فیزیولوژیک بزرگتری می‌گردد (دی‌پائولو و رینالدی، ۲۰۰۸).

۴-۱-۱۴- شاخص برداشت

در میان اثرهای اصلی و اثرات متقابل، شاخص برداشت تنها تحت تأثیر اثر ساده‌ی سال (در سطح احتمال یک درصد) و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت (در سطح آماری پنج درصد) قرار گرفت (جدول پیوست ۳). نتایج مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت نشان می‌دهد که بیشترین میزان شاخص برداشت مربوط به کشت تأخیری در سال اول بود (۲۶/۴۲ درصد) و کمترین آن به سال دوم در کشت تأخیری تعلق داشت (۲۲/۷۲ درصد) (شکل ۴-۳۱). از آنجایی که کلزا گیاهی رشد نامحدود است بنابراین در مرحله‌ی زایشی نیز رشد رویشی خود را ادامه می‌دهد و چون شاخص برداشت از نسبت عملکرد دانه به عملکرد بیولوژیک حاصل می‌شود بنابراین تأثیر سوء تنش بر عملکرد بیولوژیک بیشتر از عملکرد دانه است، پس می‌-

توان نتیجه گرفت که واکنش کلزا به تنش خشکی یا تاریخ کاشت بستگی به شدت اثرپذیری عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه دارد. به نظر می‌رسد عواملی که باعث کاهش شاخص برداشت شوند عملکرد کلزا را کاهش خواهند داد (۳۰). یکی از دلایل بالا بودن شاخص برداشت، کاهش تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک همرا با افزایش شدت تنش خشکی می‌باشد. بررسی نتایج در این مطالعه نشان داد که زیست توده‌ی گیاهی تحت تأثیر تنش کم‌آبی قرار گرفته بود ولی این کاهش برابر با کاهش صورت گرفته در اندام‌های زایشی گیاه بوده است. هنر و همکاران (۱۳۹۱) نیز اذعان داشتند که قطع آبیاری در مراحل رشد مجدد رویشی در بهار و همچنین در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی تأثیر معنی‌داری بر شاخص برداشت کلزای پاییزه ندارد که نتایج این آزمایش را تأیید می‌نماید. فرجی و همکاران (۲۰۰۹) نیز گزارش کردند که آبیاری تأثیر معنی داری بر شاخص برداشت دو ژنوتیپ کلزای بهاره نداشت. شاخص برداشت معیاری از کارایی انتقال مواد فتوسنتزی تولید شده در گیاه به دانه می‌باشد (نادری و همکاران، ۱۳۸۴).

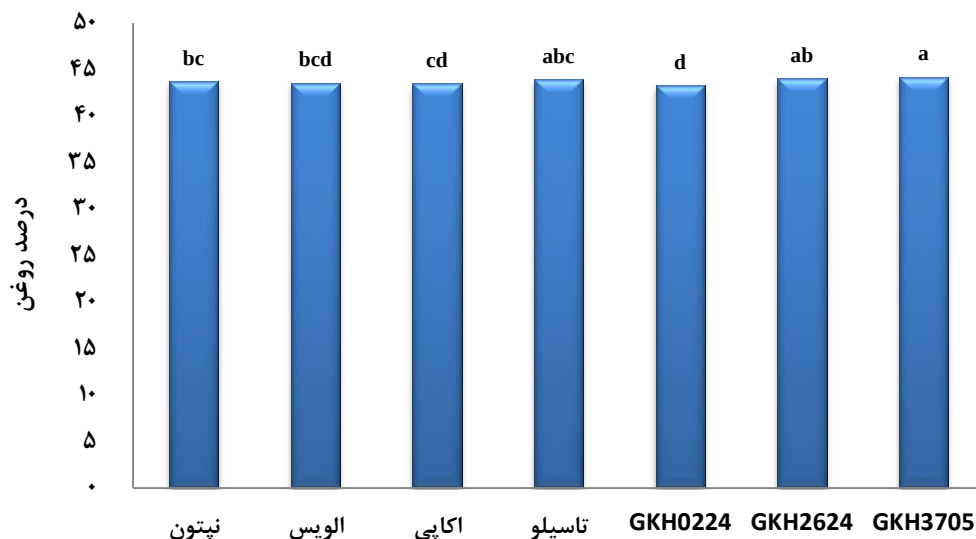


شکل ۴-۳۱. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر شاخص برداشت کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

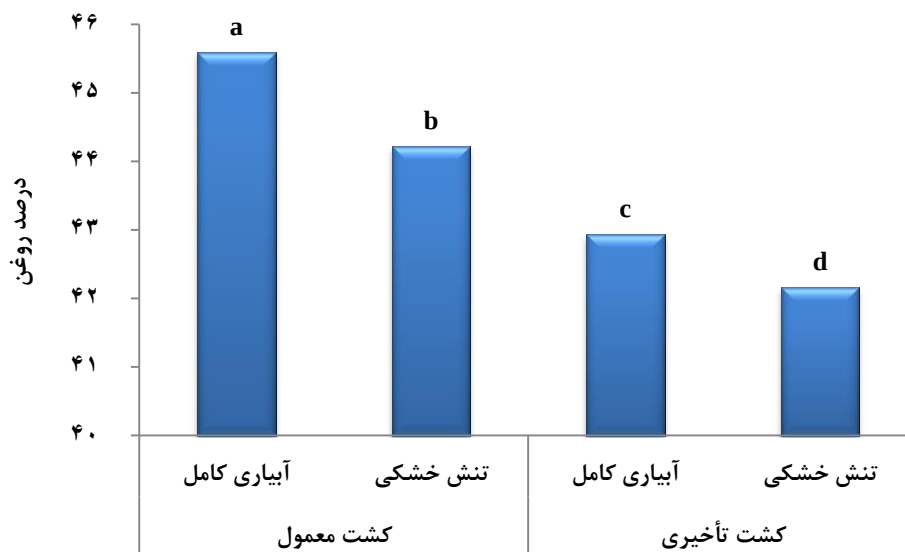
۴-۲- خصوصیات کیفی دانه

۴-۲-۱- درصد روغن دانه

با توجه به جدول پیوست ۳ اثرات اصلی تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت در سطح احتمال یک درصد و ترکیب تیماری تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال پنج درصد بر درصد روغن دانه معنی‌دار شدند. طبق نتایج مقایسه میانگین اثر اصلی ژنوتیپ، بیشترین درصد روغن دانه مربوط به ژنوتیپ GKH3705 بود و کمترین آن از GKH0224 به‌دست آمد (به ترتیب ۴۴/۲۰ و ۴۳/۲۸ درصد) (شکل ۴-۳۲). مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری نشان می‌دهد که بیشترین درصد روغن دانه از تاریخ کشت معمول در شرایط آبیاری کامل حاصل شد (۴۵/۵۹ درصد) و کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی باعث کاهش درصد روغن دانه کلزا گردید (۴۲/۱۶ درصد) (شکل ۴-۳۳).

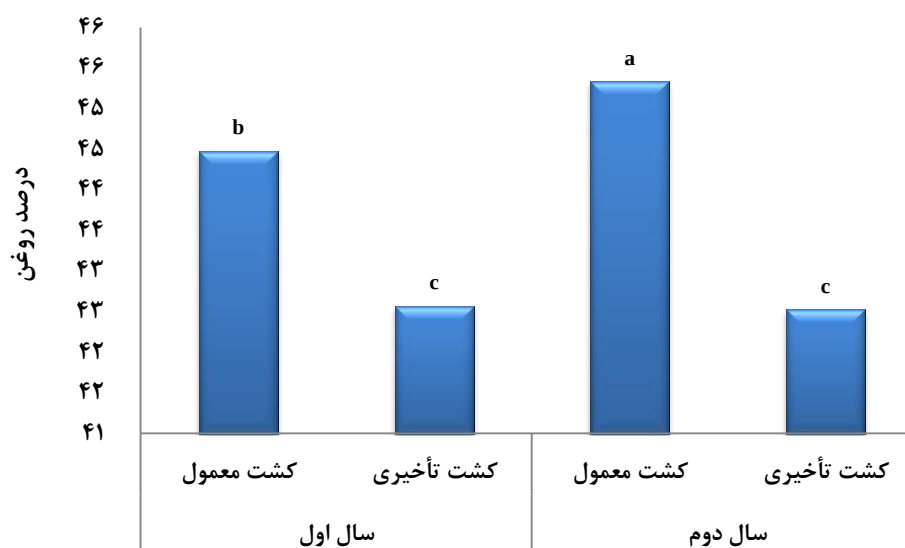


شکل ۴-۳۲. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد روغن دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.



شکل ۴-۳۳. اثر متقابل تاریخ کشت×آبیاری بر درصد روغن دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

با توجه به شکل ۴-۳۴ در بررسی برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت، بیشترین درصد روغن دانه از کشت معمول در سال دوم به دست آمد (۴۴/۴۸ درصد) و کشت تأخیری در سال‌های اول و دوم کاشت باعث کاهش درصد روغن دانه شد (به ترتیب معادل ۴۲/۵۷ و ۴۲/۵۳ درصد).

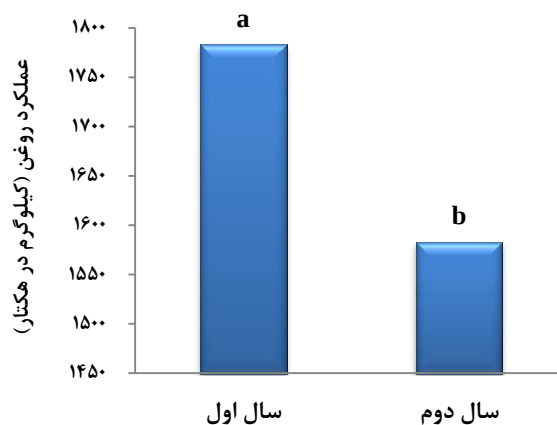


شکل ۴-۳۴. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر درصد روغن دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

علت کاهش درصد روغن در کشت‌های تأخیری را می‌توان به تغییرات درجه حرارت در مرحله‌ی پر شدن دانه‌ها و کاهش فتوسنتز خالص ذکر کرد. در این حالت، درصد کمتری از مواد ساخته شده و کربوهیدرات‌ها به روغن تبدیل می‌شوند. هر چه طول دوره‌ی گل‌دهی تا رسیدن بیشتر باشد، زمان بیشتری برای سنتز روغن وجود دارد و در نتیجه درصد آن افزایش می‌یابد (گسگل و همکاران، ۲۰۰۷). در کشت تأخیری به دلیل کاهش طول دوره‌ی رشد فرصت محدودی برای افزایش درصد روغن دانه وجود داشت. لذا درصد روغن دانه در کشت تأخیری نسبت به کشت معمول کاهش جزئی نشان داد. نتایج این آزمایش با یافته‌های فلاح‌حکی (۲۰۱۱) که کاهش درصد روغن در تاریخ کاشت‌های دیر را به دلیل درجه حرارت‌های بالا در زمان پرشدن دانه گزارش نمودند، مطابقت داشت. به نظر می‌رسد میزان روغن در تاریخ‌های کاشت مورد بررسی در این آزمایش به یک نسبت تحت تأثیر درجه حرارت‌های آخر فصل قرار گرفتند. چیم و همکاران (۲۰۰۱) عقیده دارند در صورتی که در مراحل آخر رشد، گیاه تحت تنش نباشد درصد روغن دانه ثابت می‌ماند. سنا و همکاران (۲۰۰۳) نشان دادند که با تغییر تاریخ کاشت در شرایطی که رسیدگی محصول تحت تنش‌هایی نظیر سرما، گرما یا خشکی انجام شود، درصد روغن می‌تواند کاهش یابد. دلیل کاهش درصد روغن دانه در اثر تنش کم‌آبی، مربوط به زمان تشکیل و ذخیره شدن نخستین قطره‌های روغن که حدوداً ۱۸ روز بعد از گرده افشانی است مربوط می‌شود. میزان روغن در ارقام مختلف در زمان رسیدگی فیزیولوژیکی به سطح تقریباً ثابتی می‌رسد و تا زمان رسیدن کامل بذر نوسانات ناچیزی دارد، بنابراین زمان آغاز پدیده‌ی تشکیل روغن دانه منجر به کاهش درصد روغن دانه خواهد شد. نتایج حاصله با تحقیقات چامپولیور و مرین (۲۰۰۲) نیز مطابقت دارد. همچنین کاهش درصد روغن در اثر تنش خشکی می‌تواند به علت اختلال در فرآیندهای متابولیکی بذر و آسیب به انتقال آسیمیلات‌ها به دانه باشد (شائو و همکاران، ۲۰۰۵). تنش خشکی به ویژه در هنگام رسیدگی به دلیل تسریع در رسیدگی گیاه، درصد روغن را کاهش ولی محتوای پروتئین را افزایش می‌دهد. در چنین شرایطی فرصت کافی برای سنتز روغن از پروتئین‌های ذخیره شده در دانه وجود نداشته و بنابراین درصد روغن کاهش خواهد داشت (سودهیر و همکاران، ۲۰۰۵).

۴-۲-۲- عملکرد روغن دانه

تجزیه واریانس مرکب صفات مورد بررسی در (جدول پیوست ۳) نشان داد که اختلاف معنی داری برای اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری (در سطح احتمال یک درصد) برای صفت عملکرد روغن وجود دارد. مقایسه میانگین مربوط به اثر ساده‌ی سال نشان می‌دهد که سال دوم کاشت، باعث کاهش ۱۱/۲۱ درصدی عملکرد روغن نسبت به سال اول کاشت شد (شکل ۴-۳۵).

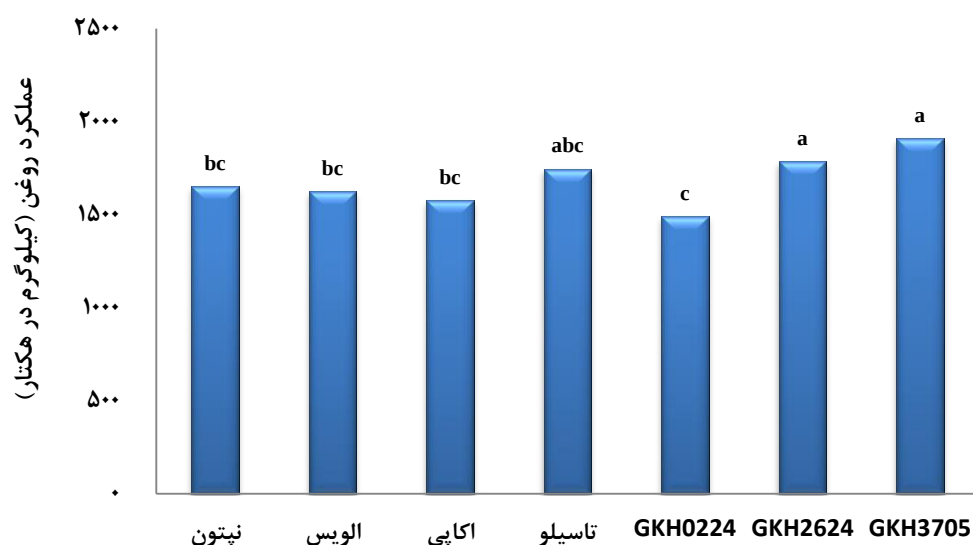


شکل ۴-۳۵. اثر ساده‌ی سال بر عملکرد روغن دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

بررسی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در این بررسی نشان داد که بیشترین میزان عملکرد روغن از ژنوتیپ GKH3705 (۱۹۱۰ کیلوگرم در هکتار) حاصل شد و کمترین عملکرد روغن از ژنوتیپ GKH0224 به دست آمد (۱۴۸۹ کیلوگرم در هکتار) (شکل ۴-۳۶).

با توجه به وابستگی شدید عملکرد روغن کلزا به عملکرد دانه چنین نتیجه‌ای قابل پیش‌بینی بود. در این زمینه سلیمانی‌فرد و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کرده‌اند که در تعیین عملکرد روغن کلزا، تأثیر عملکرد دانه در مقایسه با درصد روغن بسیار بیشتر می‌باشد. ژنوتیپ GKH3705 توانایی بالایی در تولید عملکرد دانه در شرایط رطوبتی مناسب دارد لذا همین مسئله در عملکرد روغن نیز نمایان می‌گردد. به نظر می‌رسد که

دلیل این امر ناشی از کنترل بیشتر درصد روغن دانه توسط عوامل ژنتیکی و تأثیرپذیری بالای عملکرد روغن از تغییرات عملکرد دانه نسبت به درصد روغن بوده است.

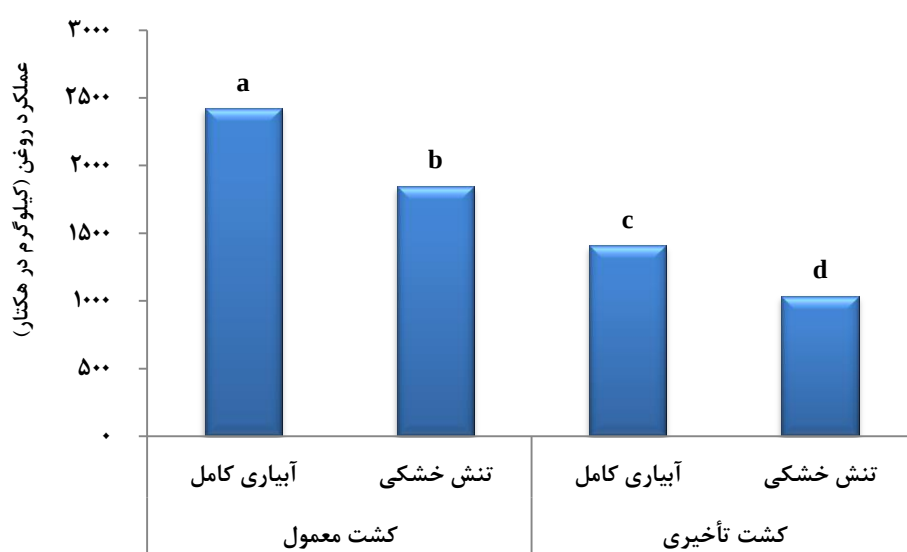


شکل ۴-۳۶. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر عملکرد روغن دانه‌ی کلزا.

حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

بررسی مقایسه میانگین مربوط به اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری نشان می‌دهد که تیمار شاهد (آبیاری کامل در شرایط کشت معمول) بیشترین عملکرد روغن دانه را به خود اختصاص داده (۲۴۲۳ کیلوگرم در هکتار) و کمترین این صفت از کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی به دست آمد (۱۰۳۵ کیلوگرم در هکتار) (شکل ۴-۳۷). واضح است که آبیاری کامل و به موقع موجب افزایش عملکرد دانه و در نتیجه افزایش عملکرد روغن گردیده است. کاهش درصد روغن دانه و عملکرد روغن ارقام کلزا در شرایط تنش خشکی در مرحله‌ی خورجین‌دهی گزارش شده است و این امر می‌تواند به واسطه‌ی اکسیداسیون برخی اسیدهای چرب غیراشباع چندگانه و کاهش قابلیت تبدیل هیدرات‌های کربن به روغن در شرایط تنش روی داده باشد (توحیدی‌مقدم و همکاران، ۲۰۱۱). سنا و همکاران (۲۰۰۳) نشان دادند که با تغییر تاریخ کاشت در شرایطی که رسیدگی محصول تحت تنش‌هایی نظیر سرما، گرما یا خشکی انجام شود، درصد روغن

کاهش می‌یابد. دلیل کاهش درصد روغن دانه در اثر تنش کم‌آبی، مربوط به زمان تشکیل نخستین قطره‌های روغن و ذخیره شدن آن‌ها حدوداً ۱۸ روز بعد از گرده‌افشانی است. میزان روغن در ارقام مختلف، در زمان رسیدگی فیزیولوژیکی به سطح تقریباً ثابتی می‌رسد و تا زمان رسیدن کامل بذر، نوسانات ناچیزی دارد. بنابراین، در زمان شروع پدیده‌ی تشکیل روغن دانه، شاهد کاهش درصد روغن دانه خواهیم شد. نتایج حاصله با تحقیقات چامپولیور و مرین (۲۰۰۲) نیز مطابقت دارد.



شکل ۴-۳۷. اثر متقابل تاریخ کاشت × آبیاری بر عملکرد روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

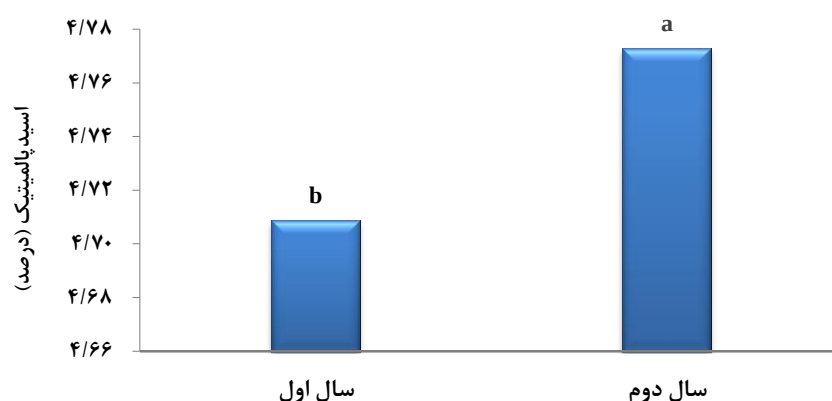
۴-۲-۳- کیفیت روغن دانه (اسیدهای چرب)

۴-۲-۳-۱- اسیدهای چرب اشباع در روغن دانه

۴-۲-۳-۱-۱- اسید پالمیتیک

خصوصیات کیفی هر نوع روغن بستگی به ترکیب اسیدهای چرب آن دارد و یکی از اهداف اصلاحی مهم در کلزا علاوه بر کمیت روغن، افزایش کیفیت روغن می‌باشد (عزیزی و همکاران، ۱۳۷۸). انجالبورت و همکاران (۲۰۱۳) نیز کیفیت روغن دانه را یکی از مهم‌ترین صفات برای اهداف اصلاحی جنس براسیکا در محیط‌های نیمه خشک ذکر کرده‌اند. نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر ساده

سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری و تاریخ کاشت×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد و اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در سطح احتمال پنج درصد معنی دار شدند (جدول پیوست ۴). براساس مقایسه میانگین انجام شده مشخص گردید که اسیدپالمیتیک در سال دوم از افزایش ۰/۰۶۴۱ درصدی نسبت به سال اول برخوردار بود (شکل ۴-۳۸).



شکل ۴-۳۸. اثر ساده‌ی سال بر درصد اسید چرب پالمیتیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان دهنده‌ی اختلاف معنی دار بین تیمارها می‌باشد.

ژنوتیپ‌های مورد بررسی تفاوت معنی داری از نظر میزان پالمیتیک اسید در تیمارهای آبیاری در دو تاریخ کاشت داشتند. بررسی مقایسه میانگین مربوط به اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان می‌دهد که در تاریخ کاشت تأخیری (پنج آبان ماه) در تیمار تنش خشکی (قطع آبیاری از مرحله خورجین‌دهی به بعد) بیشترین میزان این صفت در ژنوتیپ GKH3705 با میانگین ۵/۶۳ درصد مشاهده شد و ژنوتیپ GKH0224 با میانگین ۴/۱۳ درصد کمترین مقدار پالمیتیک اسید را به خود اختصاص داد (جدول ۴-۷). در این بررسی میزان اسید چرب اشباع اسید پالمیتیک در روغن دانه‌ی کلزا ۴/۱۳-۵/۶۳ درصد بود. دلیل متفاوت بودن محدوده‌ی اسید چرب پالمیتیک در روغن دانه‌ی کلزا در آزمایش‌ها می‌تواند استفاده از ارقام و هیبریدهای مختلف کلزا باشد که از لحاظ ژنتیکی متفاوت هستند. به نظر می‌رسد که متفاوت بودن شرایط آب‌وهوایی در دو سال آزمایش (شکل ۱-۳) باعث ایجاد تفاوت در میزان اسید پالمیتیک شده است.

جدول ۴-۷. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر درصد اسید پالمیتیک.

ترکیب تیماری							تاریخ کاشت
نپتون	الویس	اکاپی	تاسیلو	GKH0224	GKH2624	GKH3705	
۴/۲۴ ^{op}	۴/۲۶ ^{op}	۴/۲۰ ^p	۴/۲۸ ^{nop}	۴/۱۳ ^p	۴/۳۱ ^{nop}	۴/۳۹ ^{mno}	کشت
۴/۴۶ ^{lmn}	۴/۵۴ ^{klm}	۴/۵۰ ^{klm}	۴/۵۷ ^{jklm}	۴/۴۵ ^{lmn}	۴/۵۹ ^{ijkl}	۴/۵۷ ^{jklm}	معمول
۴/۸۳ ^{fgh}	۴/۷۶ ^{ghi}	۴/۷۳ ^{ghij}	۴/۸۶ ^{fg}	۴/۶۸ ^{hijk}	۴/۸۹ ^{fg}	۴/۹۹ ^{ef}	کشت
۵/۳۶ ^{bc}	۵/۲۴ ^{cd}	۵/۲۱ ^{cd}	۵/۳۸ ^{bc}	۵/۱۳ ^{de}	۵/۴۷ ^{ab}	۵/۶۳ ^a	تأخیری

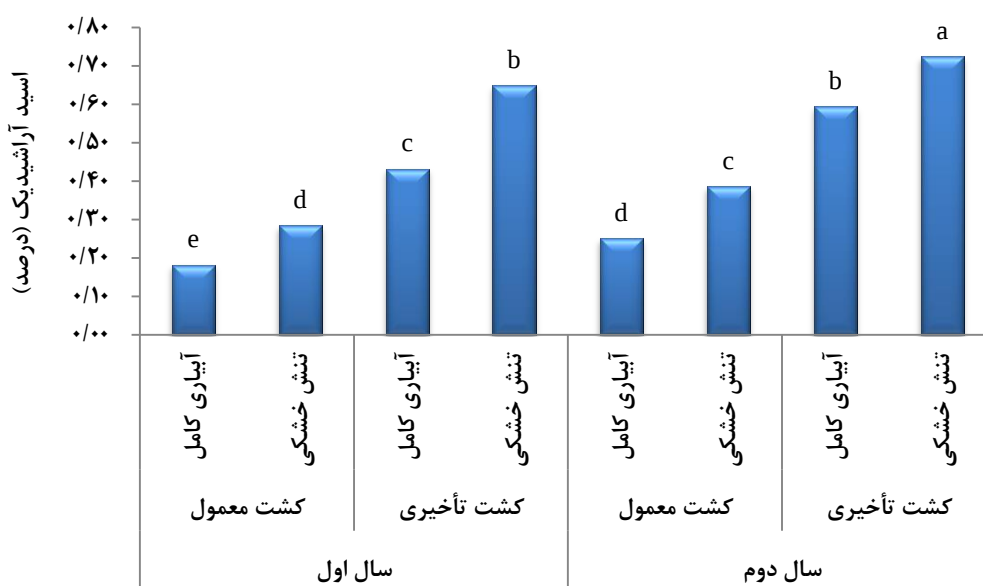
میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند

خاتمیان و همکاران (۲۰۱۱) تفاوت معنی‌داری را بین ارقام کلزا از نظر درصد اسید پالمیتیک روغن بیان کرده و دامنه‌ی تغییر آن را بین ۴/۵۷ و ۵/۷۳ درصد گزارش کردند. براساس نتایج تحقیقات مختلف شرایط آب‌وهوایی به‌خصوص درجه حرارت در طول فصل رشد و مراحل تکمیل دانه در ترکیب اسیدهای چرب تغییر ایجاد می‌کند (خسروی‌نژاد و همکاران، ۲۰۰۸). در ارزیابی تحمل به خشکی در گیاه سویا، بیشترین تأثیر ناشی از تنش خشکی مربوط به صفت اسید پالمیتیک بود که در این پژوهش نیز با افزایش تنش خشکی، این صفت از خود افزایش نشان دادند (زارع، ۲۰۰۴). تحقیقات پاندی و همکاران (۲۰۰۱) روی گیاه آفتابگردان نیز بیانگر افزایش میزان این اسید چرب در شرایط تنش خشکی بود، که با نتیجه‌ی تحقیق حاضر مبنی بر افزایش اسید پالمیتیک بر اثر تنش خشکی مطابقت دارد. یونس و همکاران (۱۹۹۹) در سویا گزارش کردند محدودیت آبی بر ترکیب اسیدهای چرب روغن اثر می‌گذارد، به گونه‌ای که با افزایش محدودیت آبی درصد اسیدهای چرب اشباع (پالمیتیک و استئاریک) افزایش یافته ولی درصد اسیدهای چرب غیراشباع به‌دلیل افزایش پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیر اشباع کاهش می‌یابد. زارعی و همکاران (۲۰۱۰) اثر دور آبیاری بر کیفیت روغن ارقام کلزا را مورد مطالعه قرار دادند و گزارش کردند که اثر ژنوتیپ و دور آبیاری بر کمیت و کیفیت روغن معنی‌دار بود.

۴-۲-۳-۱-۲- اسید آراشیدیک

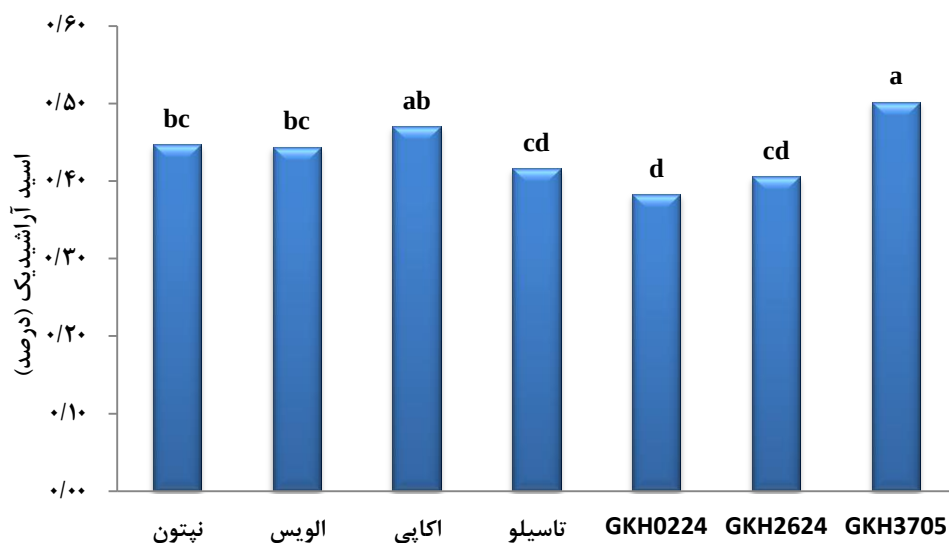
نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر ساده سال، آبیاری و ژنوتیپ و اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری و سال×تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال یک درصد و اثر ساده تاریخ کاشت و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار شدند (جدول پیوست ۴).

بررسی سطوح اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری در شکل ۴-۳۹ نشان می‌دهد که با قطع آبیاری از خورجین‌دهی به بعد درصد اسید آراشیدیک در روغن دانه افزایش یافت به طوری که کمترین مقدار از تیمار شاهد (سال اول کشت معمول در شرایط آبیاری کامل) حاصل شد (۰/۱۸۲۸ درصد) و تنش خشکی در سال دوم در شرایط کشت تأخیری سبب افزایش معنی‌دار صفت مذکور شد (۰/۷۲۴۴ درصد).



شکل ۴-۳۹. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید چرب آراشیدیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

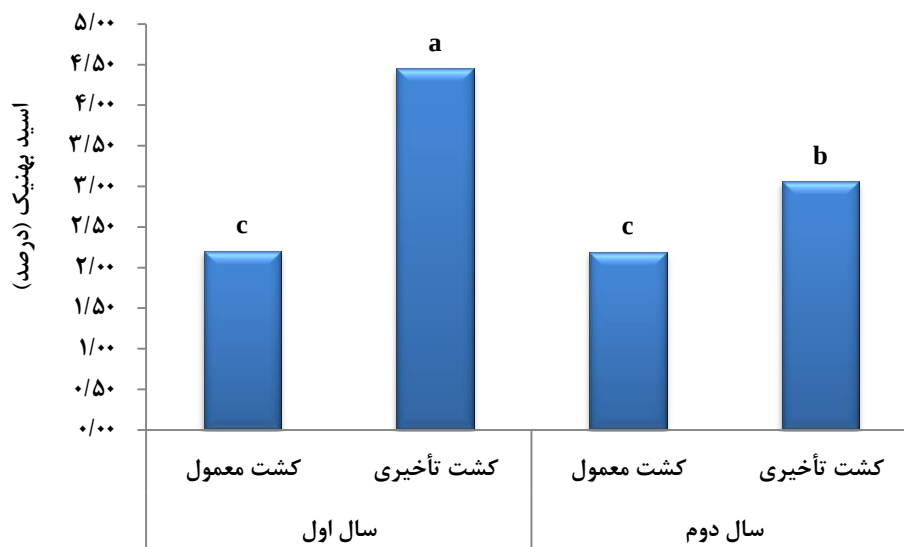
بررسی مقایسه میانگین اثر اصلی ژنوتیپ نیز نشان داد که ژنوتیپ‌های GKH0224 و GKH3705 به ترتیب از بیشترین و کمترین مقدار اسید چرب اشباع آراشیدیک برخوردار بودند (به ترتیب معادل ۰/۵۰۲۳ و ۰/۳۸۳۱ درصد) (شکل ۴-۴۰).



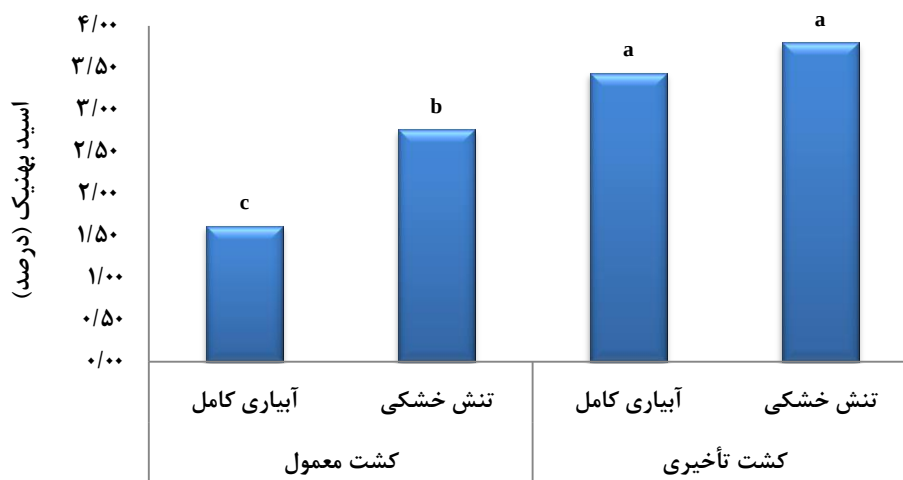
شکل ۴-۴۰. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب آرشیدیک روغن دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

۴-۲-۳-۱-۳- اسید بهنیک

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر اصلی تاریخ کاشت و آبیاری و اثرات متقابل سال×تاریخ کاشت و تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال یک درصد بر میزان اسیدبهنیک معنی‌دار شدند و ژنوتیپ‌ها از نظر میزان اسیدبهنیک تفاوتی با هم نداشتند (جدول پیوست ۴). بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت نشان داد که بیشترین میزان اسید بهنیک از سال اول کشت تأخیری (۴/۴۵ درصد) و کمترین آن از سال دوم در شرایط کشت معمول به دست آمد (۲/۱۹ درصد) (شکل ۴-۴۱). با توجه به شکل ۴-۴۲، بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری نشان می‌دهد که کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی بیشترین میزان اسیدبهنیک را داشت (۳/۸ درصد) و کشت معمول در شرایط آبیاری کامل کمترین میزان این اسیدچرب را داشت (۱/۶۲ درصد).



شکل ۴-۴۱. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر درصد اسید بهنیک روغن دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.



شکل ۴-۴۲. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید بهنیک روغن دانه‌ی کلزا.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

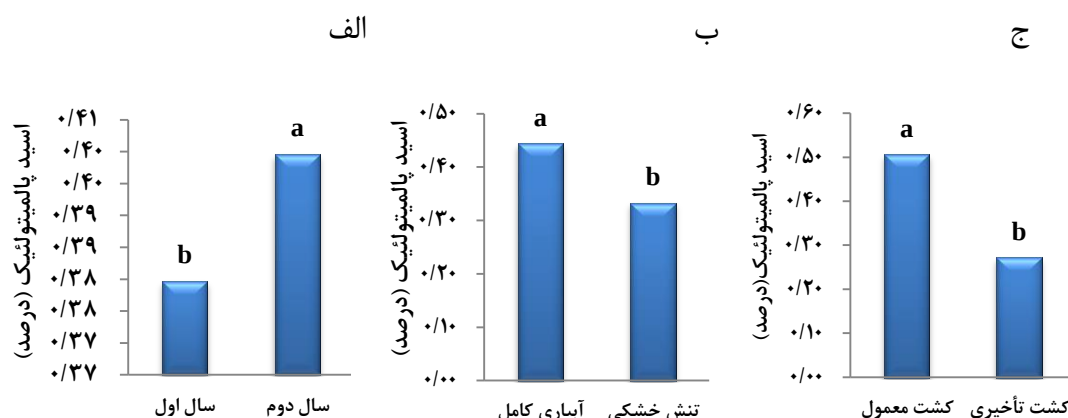
۴-۲-۳-۲-۴- اسیدهای چرب غیراشباع در روغن دانه

۴-۲-۳-۲-۴-۱- اسید پالمیتولئیک

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که همه‌ی اثرات ساده در سطح احتمال یک

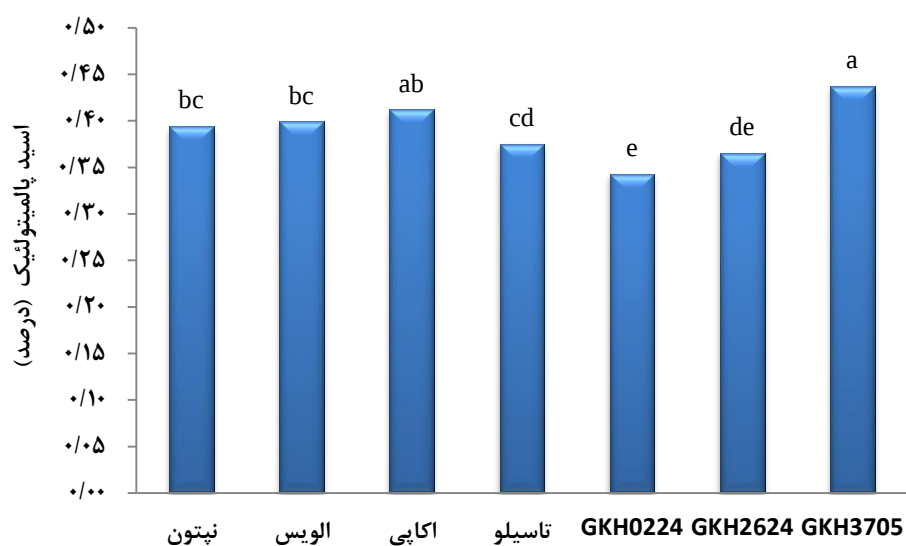
درصد بر میزان اسیدپالمیتولئیک معنی‌دار شدند و هیچ‌کدام از اثرات متقابل معنی‌دار نشدند (جدول پیوست

۴). مقایسه میانگین اثر سال نشان داد که اسیدپالمیتولئیک در سال دوم آزمایش بیشتر از سال اول آزمایش بود (به ترتیب معادل ۰/۳۹۹۵ و ۰/۳۷۹۶ درصد) (شکل ۴-۴۳ الف). براساس (شکل ۴-۴۳ ب) در بررسی مقایسه میانگین اثر ساده‌ی آبیاری، تنش خشکی باعث کاهش ۰/۱۱۱۹ درصدی اسیدپالمیتولئیک نسبت به تیمار شاهد (آبیاری کامل) شد. نتایج مقایسه میانگین اثر ساده‌ی تاریخ کاشت نیز نشان داد که کشت معمول نسبت به کشت تأخیری میزان اسیدپالمیتولئیک را ۰/۲۳۳۷ درصد افزایش داد (شکل ۴-۴۳ ج). در بررسی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه این آزمایش، ژنوتیپ GKH3705 نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها مورد بررسی بیشترین میزان پالمیتولئیک اسید را داشت (۰/۴۳۷۵ درصد) (شکل ۴-۴۴).



شکل ۴-۴۳. اثر ساده‌ی سال (الف)، تاریخ کاشت (ب) و آبیاری (ج) بر درصد اسید چرب پالمیتولئیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

غیاثوند غیائی (۱۳۹۱) گزارش کرد که تنش کم‌آبی در مرحله‌ی ساقه‌دهی کلزا منجر به افزایش اسیدپالمیتولئیک در روغن کلزا گردید. داوودی و همکاران (۲۰۱۶) اثر ژنوتیپ و تاریخ کاشت بر میزان اسیدپالمیتولئیک روغن کلزا را معنی‌دار گزارش کردند و بیان کردند تأخیر در کاشت از ۱۵ مهر به پنج آبان سبب افزایش آن می‌شود که با نتایج تحقیق حاضر مطابقت دارد. آن‌ها واکنش ژنوتیپ‌ها را از نظر میزان اسیدپالمیتولئیک متفاوت گزارش کردند.



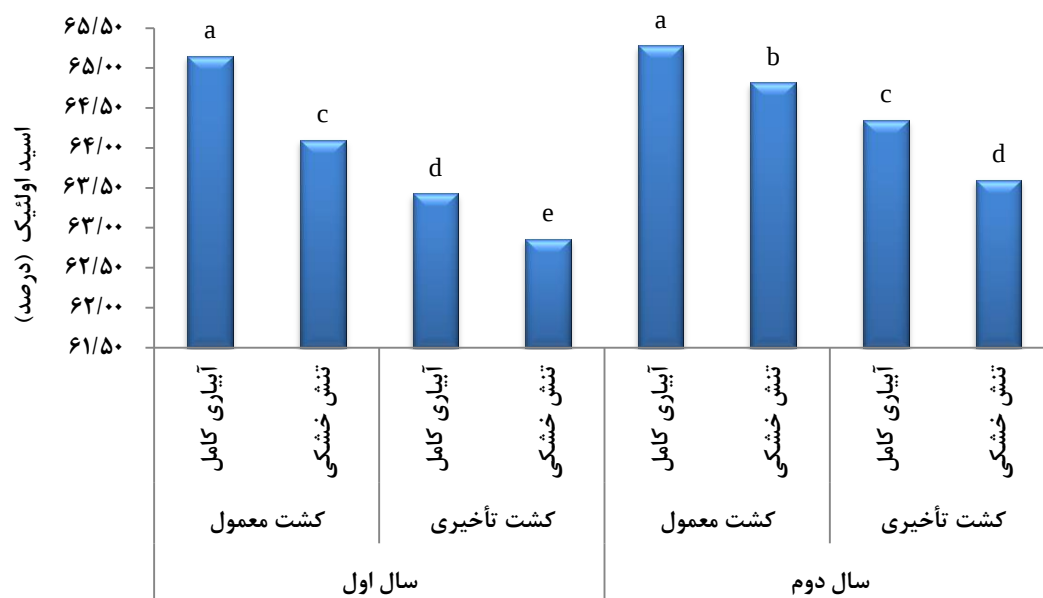
شکل ۴-۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب پالمیتولئیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

۴-۲-۳-۲-۴ اسیداولئیک

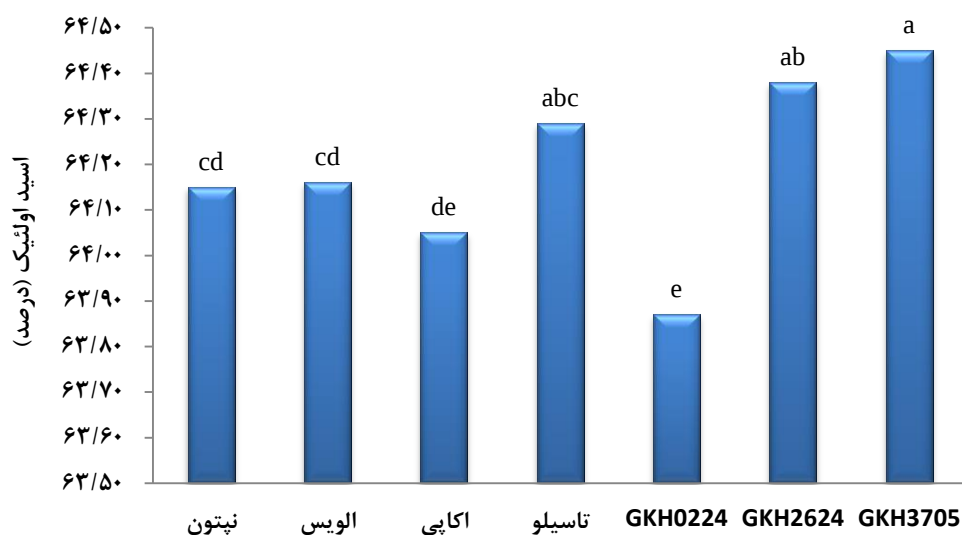
اسید اولئیک، اسید چرب اصلی روغن کانولا است که در حدود ۶۴ درصد اسیدهای چرب آن را تشکیل می‌دهد. کیفیت روغن، به طور عمده براساس میزان اسیدهای چرب اولئیک و لینولئیک تعیین می‌گردد (اولحسن و همکاران، ۲۰۰۵). اسید اولئیک نیز از جمله اسیدهای چرب غیراشباع مونو می‌باشد که اثرات آنتی اکسیدانی آن اثبات شده است (بری و ریولین، ۱۹۹۷). نتایج حاصل از تجزیه مرکب داده‌ها نشان داد که اثر ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت و سال×تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال یک درصد و اثر متقابل سال×آبیاری در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار شدند (جدول پیوست ۴).

بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری حاکی از آن بود که در شرایط شاهد (تاریخ کاشت معمول و آبیاری کامل) بیشترین درصد اسیداولئیک را در هر دو سال به ترتیب ۶۵/۱۵ و ۶۵/۲۸ درصد داشتیم و در سال اول با قطع آبیاری از مرحله‌ی خورجین‌دهی به بعد شاهد کاهش ۰/۷۴ درصدی اسیداولئیک در شرایط کشت تأخیری بودیم (شکل ۴-۴۵). به نظر می‌رسد با افزایش شدت تنش

خشکی رشد گیاه کاهش یافته که این کاهش رشد، روی مواد منتقل شده به دانه‌ها مؤثر است و در نهایت روی اسیدهای چرب مانند اسید اولئیک تأثیر گذاشته و موجب کاهش آن می‌شود.

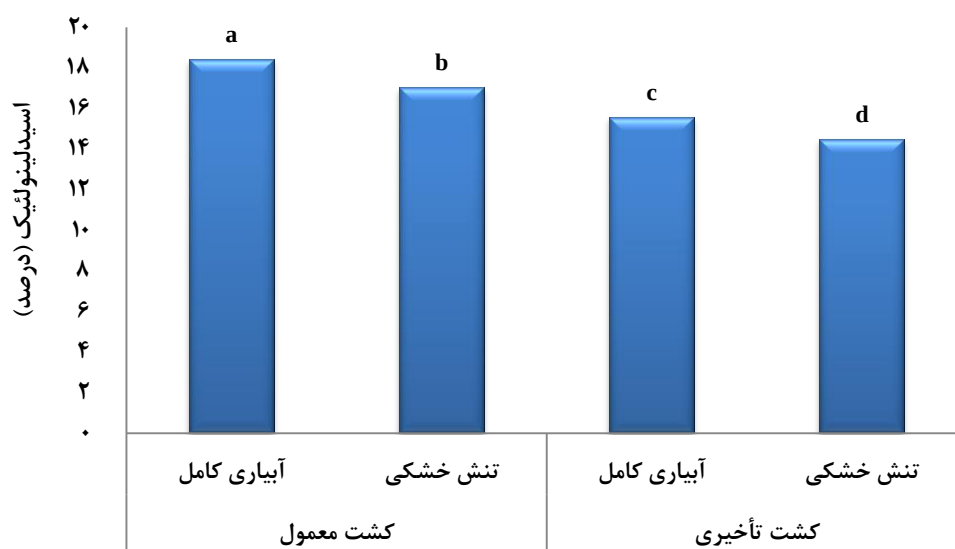


شکل ۴-۴۵. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید چرب اولئیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.



شکل ۴-۴۶. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب اولئیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

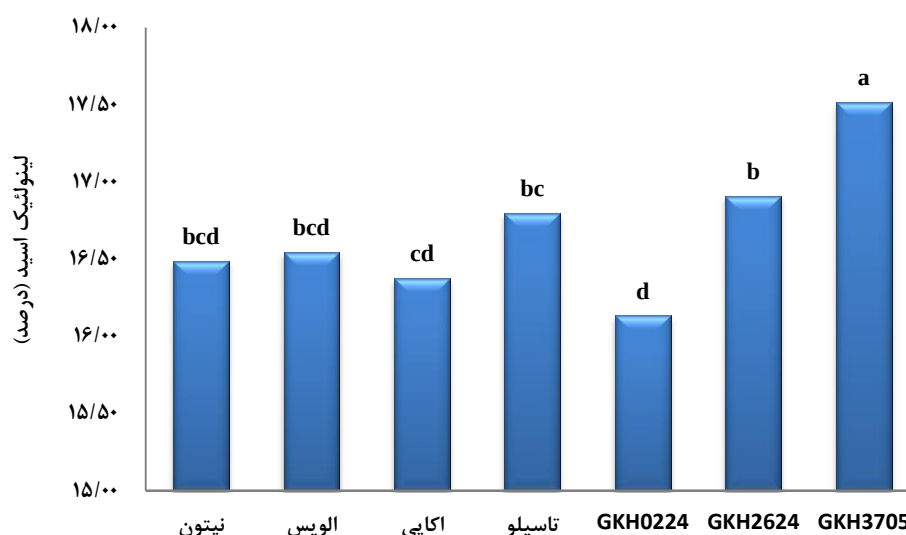
کیفیت روغن را نشان می‌دهد. مهم‌ترین اسید چرب اشباع نشده از بعد تغذیه اسید لینولئیک است. با توجه به اینکه این اسید چرب در بدن سنتز نمی‌شود باید از طریق جیره‌ی غذایی تأمین گردد (بری و دیولین، ۱۹۹۷). نتایج حاصل از تجزیه مرکب داده‌ها نشان داد که اثر ساده تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت و تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال یک درصد بر میزان اسید لینولئیک معنی‌دار شد (جدول پیوست ۵). نتایج حاصل از بررسی‌ها بیان‌گر این بود که میزان اسید چرب لینولئیک در محدوده‌ی ۱۴/۸۶ تا ۱۸/۱۵ درصد متغیر است که بیشترین میزان اسید چرب لینولئیک از آبیاری کامل در شرایط کشت معمول (۱۸/۴۲ درصد) و کمترین مقدار آن از تنش خشکی در کشت تأخیری به دست آمد (۱۴/۴۹ درصد) (شکل ۴-۴۷)



شکل ۴-۴۷. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

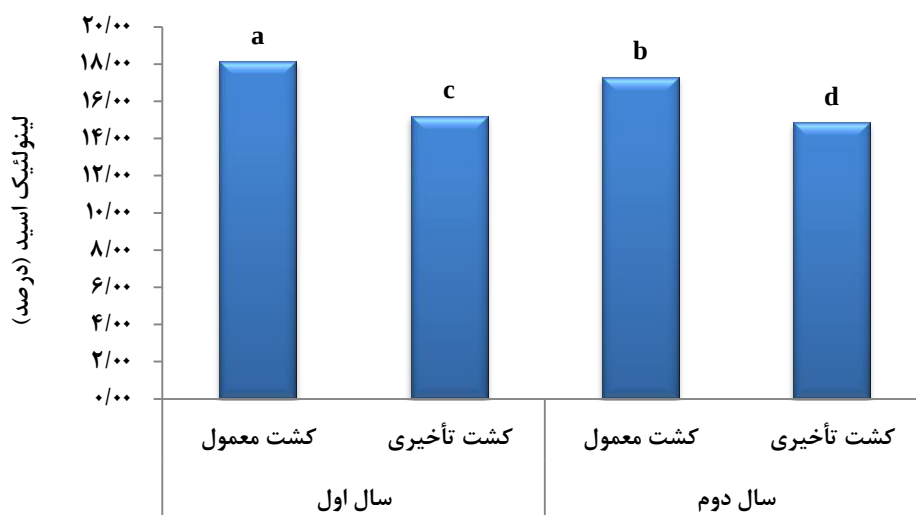
با افزایش شدت تنش خشکی، مقدار تنفس گیاه افزایش می‌یابد و از این طریق انرژی نگهداری پایه گیاه بیشتر شده و از ذخایر چربی گیاه کاسته خواهد شد و در نتیجه کاهش اسیدهای چرب را به دنبال دارد (سیبی و همکاران، ۱۳۹۱). در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در این پژوهش، ژنوتیپ‌های GKH3705 و GKH0224 بیشترین و کمترین درصد لینولئیک اسید را داشتند (به ترتیب معادل ۱۷/۵۱۵ و

۱۶/۱۳۲ درصد) (شکل ۴-۴۸). بررسی مقایسه میانگین مربوط به اثر متقابل سال×تاریخ کاشت نشان داد که بیشترین درصد لینولئیک اسید مربوط به تاریخ کاشت معمول در سال اول بود (۱۸/۱۵ درصد) و کمترین آن از کشت تأخیری در سال دوم به دست آمد (۱۴/۸۶ درصد) (شکل ۴-۴۹). کریمی کاخکی و همکاران (۱۳۸۹) در بررسی گیاه آفتابگردان عنوان کردند که درصد اسید لینولئیک تحت تأثیر معنی‌دار آبیاری قرار داشت آن‌ها بیان کردند که از نظر تأثیر آبیاری تنها بین تیمار کم آبیاری در مراحل گل‌دهی و دانه بندی با آبیاری کامل اختلاف معنی‌داری وجود داشت و دارای درصد کمتری اسید لینولئیک بود.



شکل ۴-۴۸. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

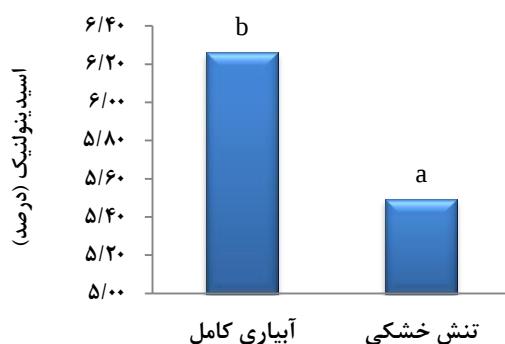
انجالبورت و همکاران (۲۰۱۳) و توحیدی‌مقدم و همکاران (۲۰۱۱) در بررسی واکنش پروفیل اسیدهای چرب روغن دانه‌ی گونه‌های مختلف جنس براسیکا به تنش کم‌آبی، گزارش کردند که میزان اسید لینولئیک تحت شرایط خشکی کاهش چشمگیری می‌یابد. یولاه و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که تنش خشکی درصد اسید چرب اروسیک کلزا را افزایش و درصد اسید اولئیک و اسید لینولئیک را کاهش داد.



شکل ۴-۴۹. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

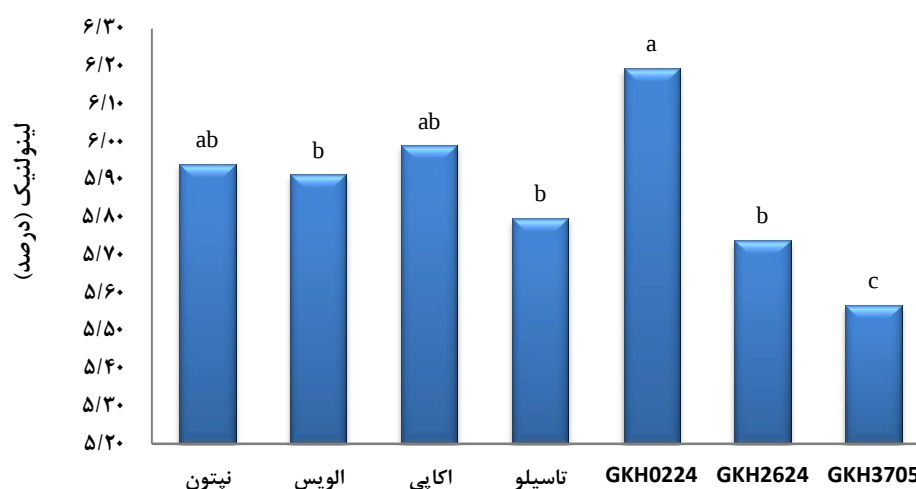
۴-۲-۳-۲-۴- اسیدلینولئیک

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر ساده تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت در سطح احتمال پنج درصد بر میزان اسید لینولئیک معنی‌دار بود (جدول پیوست ۵). براساس مقایسه میانگین انجام شده مشخص گردید که تنش خشکی (قطع آبیاری از مرحله‌ی خورجین‌دهی به بعد) موجب افزایش ۰/۷۶ درصدی اسیدلینولئیک گردید (شکل ۴-۵۰).

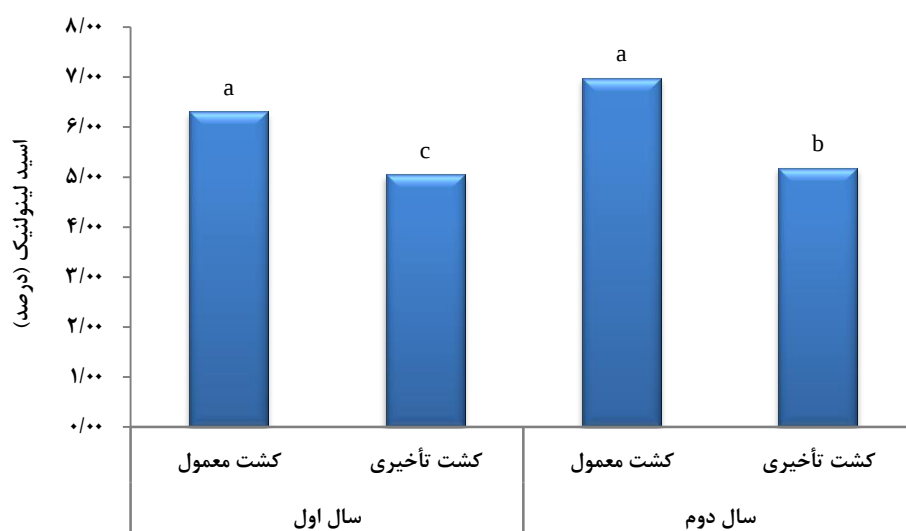


شکل ۴-۵۰. اثر ساده‌ی آبیاری بر درصد اسید چرب لینولئیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، ژنوتیپ GKH0224 با ۶/۱۹۴۹ درصد بیشترین و ژنوتیپ GKH3705 با ۵/۵۶۷۲ درصد کمترین اسید لینولنیک را داشتند (شکل ۴-۵۱). نتایج حاصل از بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت نشان داد که طی دو سال آزمایش و دو تاریخ کاشت مورد مطالعه، نمونه‌ی شاهد (کشت معمول در هر دو سال) کمترین و تیمار کشت تأخیری در سال دوم بیشترین درصد لینولنیک‌اسید را نشان دادند (به ترتیب معادل ۵/۰۴۷۰ و ۶/۹۷۵۱ درصد) (شکل ۴-۵۲).



شکل ۴-۵۱. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب لینولنیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.



شکل ۴-۵۲. اثر متقابل سال×تاریخ کاشت بر درصد اسید چرب لینولنیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

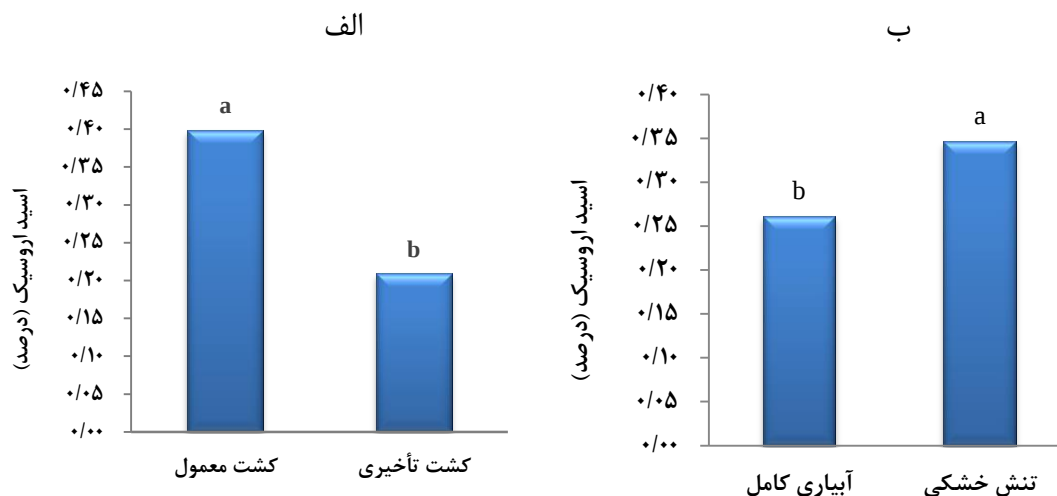
در بررسی توحیدی‌مقدم و همکاران (۲۰۱۱) دلیل این امر را کوتاه شدن دوره‌ی رشد گیاه در شرایط تنش ذکر کرده‌اند. قبلاً نیز افزایش ۱/۷ تا ۲ درصدی اسیدهای چرب غیر اشباع چندگانه مانند اسید-لینولئیک و اسیدلینولنیک به همراه کاهش ۳/۸ درصدی اسید اولئیک در روغن دانه‌ی کلزا به واسطه‌ی تنش خشکی در شرایط آب و هوایی مدیترانه‌ای گزارش شده است (آسلام و همکاران، ۲۰۰۹).

۴-۲-۳-۵-اسید اروسیک

گیاهان جنس براسیکا بر حسب میزان اسید اروسیک به دو گروه عمده تقسیم می‌شوند. دسته‌ی اول که با علامت اختصاری ^۱HEAR مشخص می‌گردند، روغن آن‌ها دارای بیش از پنج درصد اسید اروسیک بوده و مصرف خوراکی ندارند. دسته‌ی دوم که با علامت ^۲LEAR نامگذاری می‌شوند، روغن آن‌ها با کمتر از ۵ درصد اسیداروسیک، مصرف خوراکی دارند (گونستون، ۲۰۰۴). اسید چرب اروسیک برای انسان مضر است. روغن کلزا حاوی کمتر از دو درصد اسید چرب اروسیک است و از نظر تغذیه‌ای، مقادیر کم اسید چرب اروسیک مطلوب است (رنارید و گرگور، ۱۹۷۶). نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که تنها اثر اصلی تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شدند و برهمکنش هیچ کدام از تیمارها بر این صفت معنی‌دار نبودند (جدول پیوست ۵). براساس مقایسه میانگین انجام شده مشخص گردید که درصد اسید اروسیک در کشت معمول از افزایش ۰/۱۸۹۴ درصدی نسبت به کشت تأخیری برخوردار بود و اعمال تنش خشکی (قطع آبیاری از مرحله‌ی خورجین‌دهی به بعد) موجب افزایش ۰/۰۸۵۱ درصدی اروسیک اسید نسبت به آبیاری کامل گردید (شکل ۴-۵۳-الف، ۴-۵۳-ب).

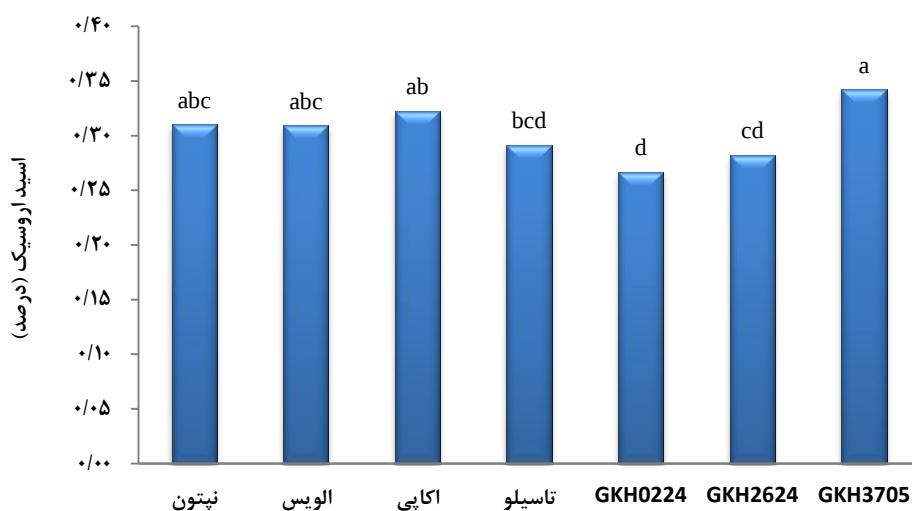
1. High Erucic Acid Rapeseed

2. Low Erucic Acid Rapeseed



شکل ۴-۵۳. اثر ساده‌ی تاریخ کاشت (الف) و آبیاری (ب) بر درصد اسید چرب اروسیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

در بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، بیشترین میانگین به ژنوتیپ GKH3705 اختصاص داشت (۰/۳۴۲۲ درصد) و ژنوتیپ GKH0224 با ۰/۲۶۶۸ درصد کمترین میانگین اروسیک اسید را نشان دادند (شکل ۴-۵۴).

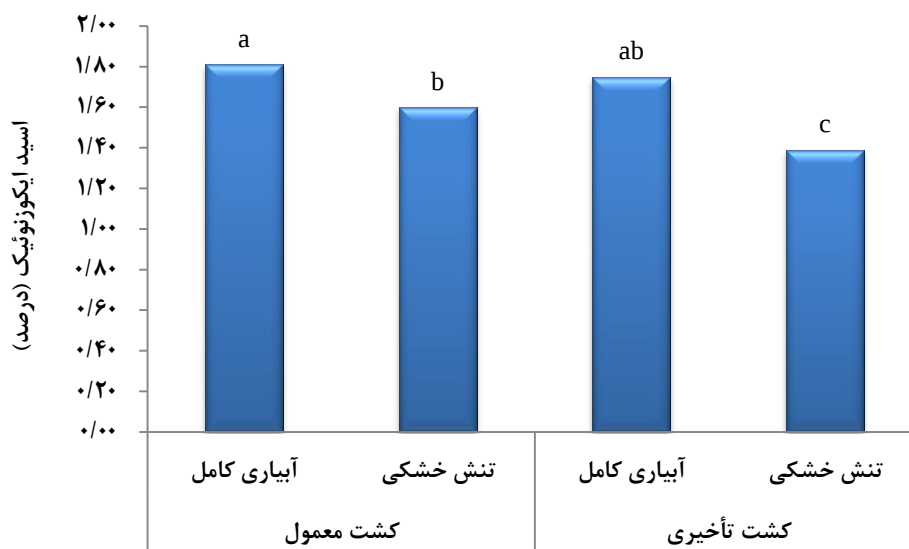


شکل ۴-۵۴. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر درصد اسید چرب اروسیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

محققین بسیاری بر افزایش میزان اسید اروسیک در صورت وقوع تنش خشکی در طی فصل رشد اذعان کرده‌اند که گزارشات بوچرائو و همکاران (۱۹۹۶) از آن جمله می‌باشد. شیرانی‌راد و همکاران (۲۰۱۴) نیز افزایش میزان اسید اروسیک را در شرایط کاشت دیرهنگام و قطع آبیاری از مرحله خورجین دهی به بعد گزارش نموده‌اند. یوالله و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند که تنش خشکی درصد اسید اروسیک کلزا را افزایش و درصد اسید اولئیک و اسید لینولئیک را کاهش می‌دهد. کیفیت روغن کلزا معمولاً بر اساس میزان اسیدهای چرب اولئیک، لینولئیک و اروسیک اسید تعیین می‌گردد که به میزان زیادی تحت تأثیر دما در طی دوره گل‌دهی تا رسیدن دانه قرار می‌گیرند (اوالحسن و همکاران، ۲۰۰۵). اگر چه تاکنون مدارک مستندی در مورد مضرات وجود مقادیر بالای اسید اروسیک در رژیم غذایی بر سلامت انسان ارائه نشده است، ولی مطالعات انجام شده روی حیوانات مشخص کرده که میزان بالای اسید اروسیک در جیره‌ی غذایی موجب انباشته شدن چربی‌های زنجیره‌ی بلند در قلب این جانوران شده است. طبق قوانین سازمان غذا و داروی ایالات متحده (۱۹۹۰) میزان اسید اروسیک در روغن خوراکی کلزا باید کمتر از دو درصد باشد و وجود مقادیر بالای اسید اروسیک خطر ابتلا به بیماری‌های قلبی و عروقی را در انسان افزایش می‌دهد.

۴-۲-۳-۶-اسید ایکوزنوئیک

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها در این مطالعه نشان داد که بین اثرات اصلی و متقابل تیمارها، تنها اثر ساده آبیاری و تاریخ کاشت و اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال یک درصد بر درصد ایکوزنوئیک اسید معنی‌دار شد (جدول پیوست ۵). نتایج حاصل از برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری نشان داد که بیشترین اسید چرب ایکوزنوئیک از آبیاری کامل در هر دو شرایط کشت تأخیری و کشت معمول (به ترتیب ۱/۸۱۸ و ۱/۷۵۰ درصد) به دست آمد و کمترین آن از تنش خشکی در شرایط کشت تأخیری حاصل شد (۱/۳۹ درصد) (شکل ۴-۵۵).



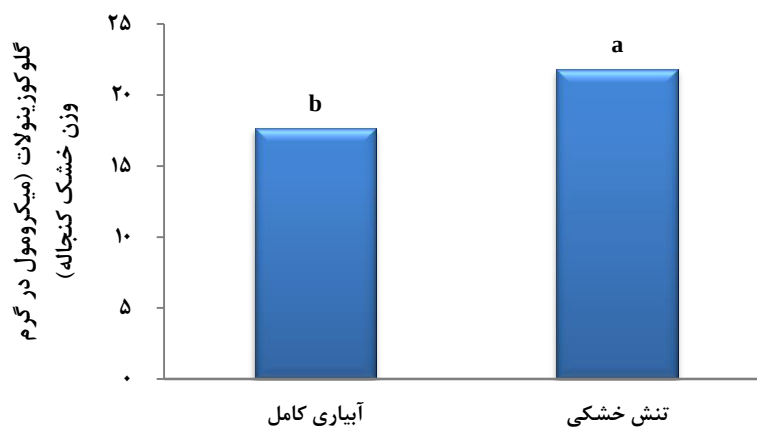
شکل ۴-۵۵. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر درصد اسید چرب ایکوزونیک روغن دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

غشای سلول اولین مکانی است که در اثر تنش دچار آسیب و خسارت می‌شود. گونه‌های فعال اکسیژن قادرند با اسیدهای چرب اشباع نشده غشا واکنش دهند. آسیب ناشی از گونه‌های فعال اکسیژن بر چربی‌ها در سلول، پراکسیداسیون لیپیدی^۱ نامیده می‌شود. هر نوع رادیکال آزاد که قادر به برداشتن هیدروژن متصل به گروه فعال متیل موجود در زنجیره‌ی اسید چرب غیراشباع باشد می‌تواند باعث پراکسیداسیون لیپید شود (هالیول، ۱۹۹۹). پراکسیداسیون غشای پلاسمالما منجر به نشت محتویات سلول و نهایتاً مرگ سلول می‌شود. آسیب غشاهای درون سلولی علاوه بر آن که می‌تواند بر فعالیت تنفس در میتوکندری تأثیر منفی داشته باشد، همچنین می‌تواند باعث تخریب رنگیزه‌های فتوسنتزی و کاهش توانایی تثبیت دی‌اکسیدکربن در کلروپلاست شود (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۸۷).

¹-Lipid Peroxidation

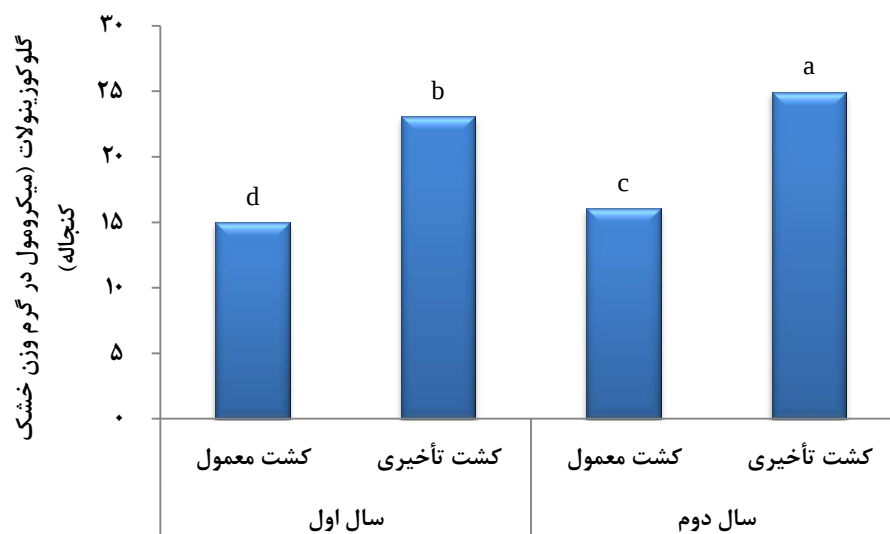
۴-۲-۴- میزان گلوکوزینولات دانه

نتایج تجزیه واریانس مرکب صفت مورد بررسی نشان داد که اختلاف معنی داری در اثر ساده سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و برهم کنش تاریخ کاشت×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد و سال×تاریخ کاشت در سطح احتمال پنج درصد وجود دارد (جدول پیوست ۵). نتایج حاصل از بررسی مقایسه میانگین اثر ساده آبیاری نشان داد که تنش خشکی در مرحله خورجین دهی کلزا موجب افزایش ۲۳/۵۷ درصدی در میزان گلوکوزینولات نسبت به آبیاری کامل گردید (شکل ۴-۵۶). با کاهش رطوبت خاک، میزان گلوکوزینولات دانه به صورت معنی داری افزایش یافت.



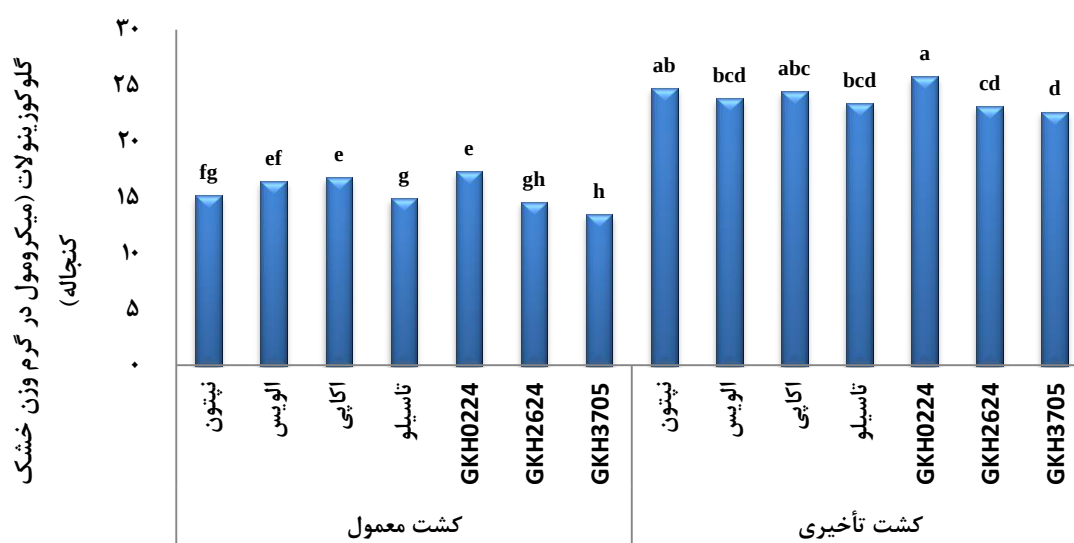
شکل ۴-۵۶. اثر ساده آبیاری بر میزان گلوکوزینولات دانه کلزا. حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

مقایسه میانگین برهم کنش سال×تاریخ کشت نشان می دهد که کشت تأخیری در سال دوم دارای بیشترین میزان گلوکوزینولات دانه بود (۲۴/۹۶ میکرومول در گرم وزن خشک کنجاله) و تاریخ کاشت معمول در سال اول دارای کمترین مقدار بود (۱۴/۹۹ میکرومول در گرم وزن خشک کنجاله) (شکل ۴-۵۷). بنابراین در هر دو تاریخ کاشت معمول و تأخیری و در هر دو سال آزمایش، میزان گلوکوزینولات در حد استاندارد و کمتر از حد ۳۰ میکرومول در گرم وزن خشک کنجاله بوده است.



شکل ۴-۵۷. اثر متقابل سال×تاریخ کشت بر میزان گلکوزینولات دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ حاکی از آن بود که ژنوتیپ GKH0224 در تاریخ کاشت تأخیری با ۲۵/۸۱ میکرومول در گرم وزن خشک کنجاله بیشترین و ژنوتیپ GKH3705 در تاریخ کاشت معمول با ۱۳/۴۹ میکرومول در گرم وزن خشک کنجاله کمترین میزان را داشتند (شکل ۴-۵۸).



شکل ۴-۵۸. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر میزان گلکوزینولات دانه‌ی کلزا. حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

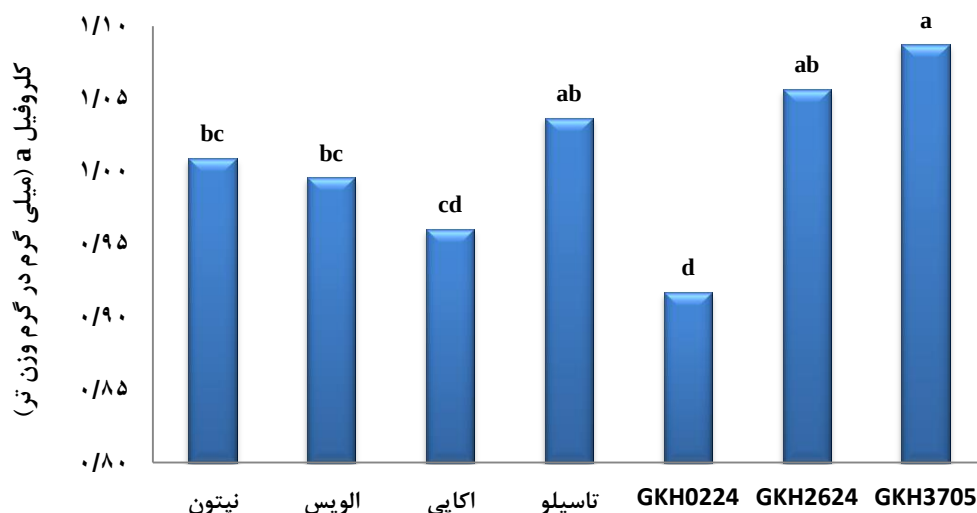
گلوکوزینولات یک ترکیب ضد تغذیه‌ای در کنجاله و علوفه‌ی کلزا می‌باشد. این ماده شیمیایی در برخی از گیاهان وجود داشته و باعث طعم تند و بوی زننده‌ی اندام‌های آن‌ها می‌گردد. در ارقام جدید کلزا، میزان این ماده‌ی زیان‌آور بسیار کاهش یافته است و به کمتر از ۱۸ میکرومول در هر گرم کنجاله می‌رسد (گونستون، ۲۰۰۴). پژوهشگران تنوع ژنتیکی زیادی در بین واریته‌های کلزا از نظر میزان گلوکوزینولات دانه گزارش کرده‌اند (بورتون و همکاران، ۲۰۰۴). برای توصیف کیفیت کلزای زمستانه از دو فاکتور میزان روغن و پروتئین دانه استفاده می‌شود و بسته به ترکیب اسیدهای چرب آن برای مصارف انسانی یا صنعتی کاربرد دارد (راتکه و همکاران، ۲۰۰۵). افزایش گلوکوزینولات باعث کاهش کیفیت و ارزش غذایی کنجاله دانه‌ی کلزا می‌شود (سالیسبری و کاوود، ۱۹۸۷) که تحت تأثیر عوامل ارثی و محیطی قرار دارد (فیلدسند و همکاران، ۱۹۹۱). شیرانی‌راد و همکاران (۲۰۱۴) نیز افزایش میزان گلوکوزینولات دانه را در شرایط کاشت دیر هنگام و قطع آبیاری از مرحله خورجین‌دهی به بعد گزارش نموده‌اند. مصطفوی و همکاران (۲۰۱۱) بیان کردند که تنش خشکی و ژنوتیپ و اثر متقابل آن‌ها تأثیر معنی‌داری بر میزان گلوکوزینولات دانه دارد. همچنین در بین ارقام هایولا ۴۰۱ کمترین میزان گلوکوزینولات (۱۹/۹ میکرومول بر گرم) را داشت. این محققان بیان کردند که میزان گلوکوزینولات تحت تنش افزایش می‌یابد. زمانی که دانه‌ها در حال پر شدن هستند و گیاه با تنش کم‌آبی مواجه است میزان گلوکوزینولات بافت‌های رویشی و خصوصاً میزان گلوکوزینولات خورجین، توزیع مجدد یافته و وارد دانه‌ها می‌شود.

۴-۳- رنگیزه‌های فتوسنتزی

۴-۳-۱- غلظت کلروفیل a

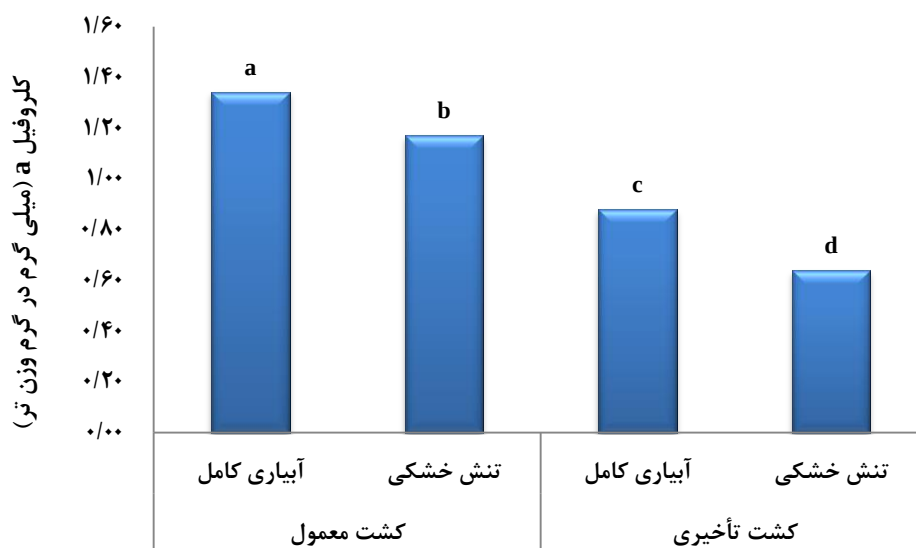
میزان کلروفیل در گیاهان یکی از فاکتورهای مهم حفظ ظرفیت فتوسنتزی است، همچنین کلروفیل برگ یکی از مهمترین شاخص‌های نشان‌دهنده‌ی تنش‌های محیطی وارد بر گیاهان می‌باشد. اندازه‌گیری میزان کلروفیل، به عنوان نماینده‌ی کل کمپلکس فتوسنتز، پتانسیل فتوسنتز را نشان می‌دهد. کاهش میزان

کلروفیل بیانگر تنش القایی توسط گرما، خشکی، شوری، کمبود مواد غذایی، پیری و غیره می‌باشد و کاهش پتانسیل فتوسنتزی را نشان می‌دهد (دئی و همکاران، ۲۰۱۴). نتایج تجزیه واریانس مرکب صفت مورد بررسی نشان داد که اختلاف معنی‌داری در اثر ساده‌ی تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد و اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال ۵ درصد وجود دارد (جدول پیوست ۶). طبق نتایج مقایسه میانگین داده‌ها، بیشترین و کمترین میزان کلروفیل a از ژنوتیپ GKH3705 و GKH0224 به‌دست آمد (به ترتیب معادل ۱/۰۹ و ۰/۹۲ میلی‌گرم در گرم وزن تر) (شکل ۴-۵۹).



شکل ۴-۵۹. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر میزان کلروفیل a.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

بررسی مقایسه میانگین مربوط به اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری نشان داد که وقوع تنش خشکی و کاشت دیر هنگام سبب کاهش غلظت کلروفیل a در برگ‌های گیاه می‌شود، به طوری که بیشترین غلظت را در تاریخ کاشت معمول در شرایط آبیاری کامل (۱/۳۴ میلی‌گرم در گرم وزن تر) و در تاریخ کاشت تأخیری در شرایط تنش خشکی کمترین میزان کلروفیل a مشاهده شد (۰/۶۳۹ میلی‌گرم در گرم وزن تر) (شکل ۴-۶۰).



شکل ۴-۶. اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری بر میزان کلروفیل a. حروف متفاوت نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

۴-۳-۲- غلظت کلروفیل b

نتایج تجزیه واریانس مرکب صفت مورد بررسی نشان داد که اثرات ساده‌ی تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد بر غلظت کلروفیل b معنی‌دار بودند و هیچ کدام از اثرات متقابل برای این صفت معنی‌دار نشدند (جدول پیوست ۶). با توجه به جدول ۴-۸ بیشترین مقدار کلروفیل b از تاریخ کشت معمول (۰/۳۳۳۵ میلی‌گرم در گرم وزن تر) و کمترین مقدار از کشت تأخیری حاصل شد (۰/۲۵۸۹ میلی‌گرم در گرم وزن تر). در بررسی مقایسه میانگین اثر ساده آبیاری بر غلظت کلروفیل b مشخص شد که آبیاری کامل باعث افزایش ۱۳/۷۴ درصدی نسبت به تنش خشکی شد (جدول ۴-۹). بررسی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در این تحقیق نشان داد که ژنوتیپ‌های GKH3705 و GKH0224 به ترتیب دارای بیشترین و کمترین غلظت کلروفیل b بودند (به ترتیب معادل ۰/۳۱۴۲ و ۰/۲۷۸۸ میلی‌گرم در گرم وزن تر) (شکل ۴-۶۱).

جدول ۴-۸. مقایسه میانگین اثر ساده‌ی تاریخ کاشت بر غلظت کلروفیل b و کل.

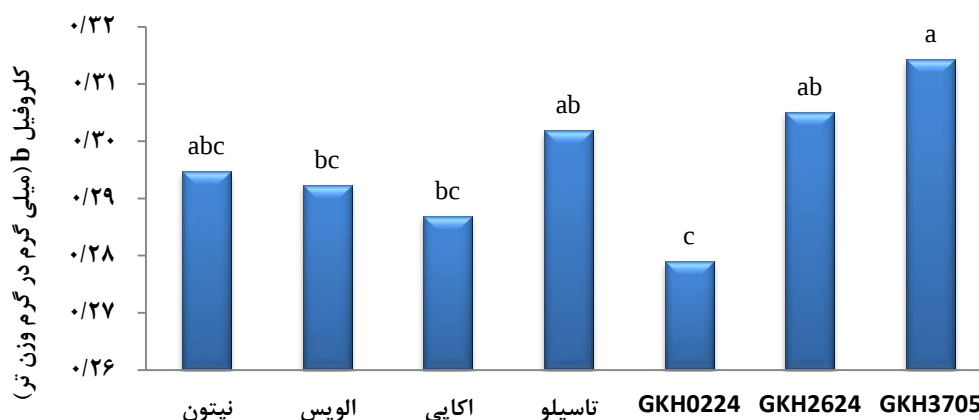
تیمار	کلروفیل b (میلی گرم در گرم وزن تر)	کلروفیل کل (میلی گرم در گرم وزن تر)
کشت معمول	۰/۳۳۳۵ ^a	۱/۵۹۱۷ ^a
کشت تأخیری	۰/۲۵۸۹ ^b	۱/۰۱ ^b

مقایسه میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

جدول ۴-۹. مقایسه میانگین اثر ساده‌ی آبیاری بر غلظت کلروفیل b و کل.

تیمار	کلروفیل b (میلی گرم در گرم وزن تر)	کلروفیل کل (میلی گرم در گرم وزن تر)
آبیاری کامل	۰/۳۱۵۳ ^a	۱/۴۲۷۸ ^a
تنش خشکی	۰/۲۷۷۲ ^b	۱/۱۸۲۸ ^b

مقایسه میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

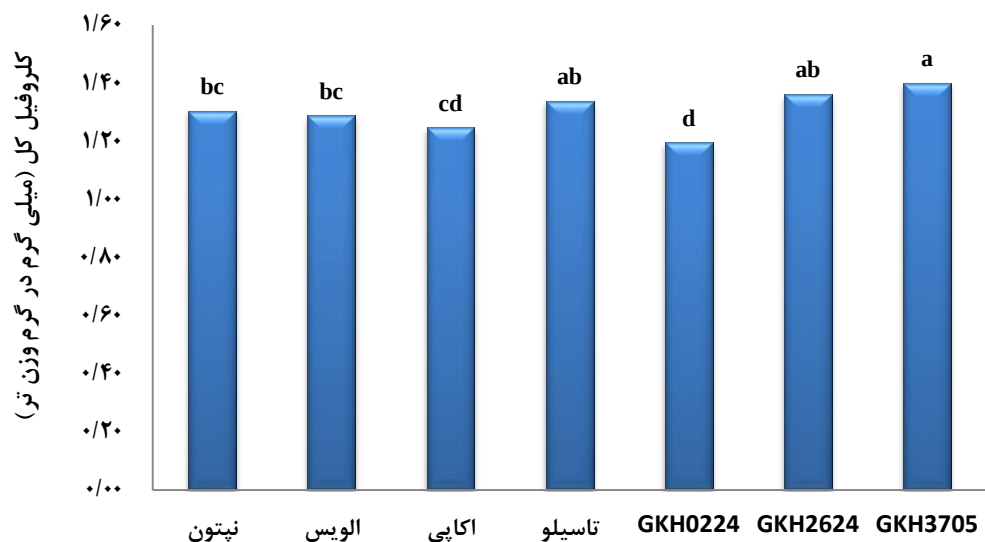


شکل ۴-۶۱. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر میزان کلروفیل b.

حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

۴-۳-۳- غلظت کلروفیل کل

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثرات ساده‌ی تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد بر کلروفیل کل معنی‌دار بود و برهم‌کنش هیچ کدام از تیمارها معنی‌داری نشد (جدول پیوست ۶). طبق نتایج مقایسه میانگین در جدول ۴-۸، تاریخ کاشت معمول با ۱/۵۹۱۷ میلی‌گرم در گرم وزن تر بیشترین غلظت کلروفیل کل و کشت تأخیری با ۱/۰۱ میلی‌گرم در گرم وزن تر کمترین غلظت کلروفیل را داشتند. در بررسی مقایسه میانگین اثر ساده آبیاری بر غلظت کلروفیل کل مشخص گردید که تنش خشکی باعث کاهش ۱۷/۱۵ درصدی نسبت به تیمار شاهد (آبیاری کامل) شد (جدول ۴-۹). طبق شکل ۴-۶۲ بیشترین میانگین مربوط به غلظت کلروفیل کل، مربوط به ژنوتیپ GKH3705 و کمترین آن مربوط به ژنوتیپ GKH0224 بود (به ترتیب معادل ۱/۴۰۱۴ و ۱/۱۹۵۸ میلی‌گرم در گرم وزن تر) (شکل ۴-۶۲).



شکل ۴-۶۲. اثر ساده‌ی ژنوتیپ بر غلظت کلروفیل کل.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

نتایج به دست آمده از این مطالعه نشان می‌دهد ژنوتیپ‌های GKH2624 و GKH3705 سازگاری بهتری با شرایط منطقه دارند، که با نتایج به دست آمده از یوجاک و همکاران (۲۰۱۶) مطابقت داشت. همچنین لوپس و رینولد (۲۰۱۰) نشان دادند که توانایی ژنوتیپ‌های گندم در برابر تنش‌های محیطی و عملکرد بالا با کیفیت بالای کلروفیل برگ ارتباط دارد و پتانسیل ژنتیکی ژنوتیپ‌ها نقش مهمی در عملکرد بالا دارد. به نظر می‌رسد که دلیل کاهش میزان کلروفیل در شرایط تنش خشکی، افزایش تخریب این رنگیزه‌ها و یا کاهش ساخت آن‌ها و نیز اختلال در فعالیت آنزیم‌های مسئول سنتز رنگدانه‌های فتوسنتزی باشد. به علاوه ممکن است کاهش پروتئین‌های غشایی خاص در شرایط تنش خشکی، افزایش فعالیت آنزیم کلروفیل‌از و پراکسیداز را از عوامل مؤثر در کاهش کلروفیل در شرایط تنش خشکی باشد و همچنین کاهش سبزی‌گی برگ ممکن است تا حدودی به خاطر کاهش جریان نیتروژن به بافت‌ها و تغییر در فعالیت آنزیم‌هایی مثل نیترات ریداکتاز باشد (هان و لی، ۲۰۰۵). مجیدی و همکاران (۲۰۱۵) نیز کاهش میزان کلروفیل کلزا را به واسطه‌ی تنش خشکی گزارش کردند. تامبوسی و همکاران (۲۰۰۰) اظهار داشتند که در شرایط تنش به واسطه‌ی افزایش فعالیت آنزیم‌های کلروفیل‌از و پراکسیداز، افزایش ترکیبات فنلی و کاهش جذب نیتروژن، از غلظت کلروفیل برگ کاسته می‌شود. در بررسی گیلانی و همکاران (۲۰۰۹) روی گیاه برنج، میزان کلروفیل برگ پرچم در زمان ظهور ۵۰ درصد خوسه و برداشت، کاملاً متأثر از تاریخ کاشت و ژنوتیپ بود و تاریخ کاشت با ایجاد تنش خشکی در سه مرحله طویل شدن ساقه، اوایل گل‌دهی و اوایل خورجین‌بندی در کلزا مشاهده نمود که با افزایش میزان تنش، محتوای کلروفیل a، b و کل کاهش یافته و بیشترین تأثیرپذیری آن‌ها مربوط به مرحله‌ی آغاز خورجین‌بندی می‌باشد. مطالعه‌ی واکنش‌های فیزیولوژی و زراعی کلزا به تنش کم‌آبی نشان داده است که کمبود رطوبت خاک در مراحل گل‌دهی و خورجین‌دهی سبب کاهش ۱۳ تا ۴۵ درصدی میزان کلروفیل a و b در ارقام مختلف کلزا در مقایسه با تیمار آبیاری مطلوب شده است (دین و همکاران، ۲۰۱۱).

۴-۳-۴- میزان کاروتنوئید

نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر ساده‌ی تاریخ کاشت، آبیاری، ژنوتیپ و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت، تاریخ کاشت×آبیاری، سال×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ، آبیاری×ژنوتیپ، سال×آبیاری×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد بر میزان رنگیزه‌ی کاروتنوئید معنی‌دار بود (جدول پیوست ۶).

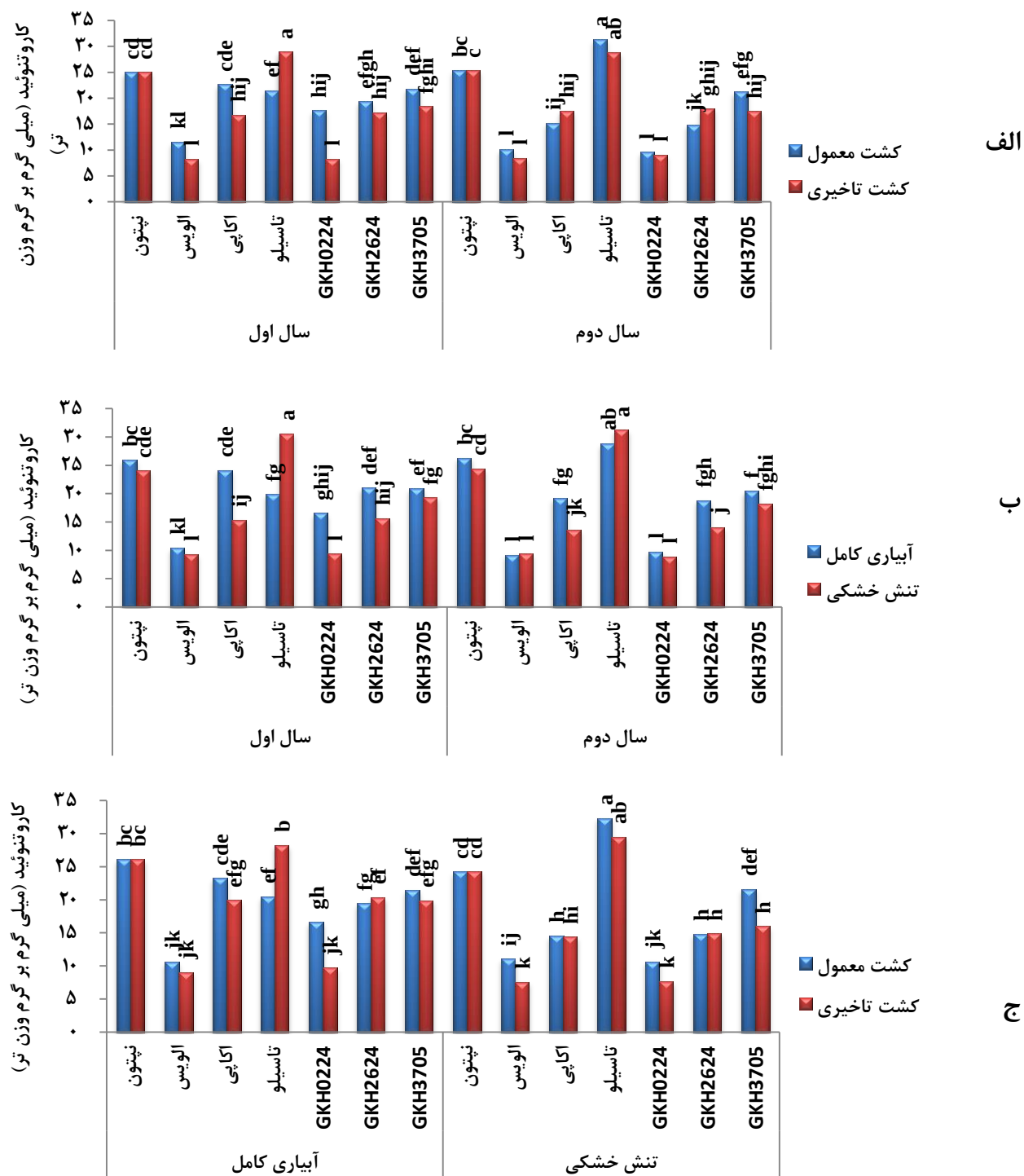
یکی از پارامترهای فیزیولوژیکی متأثر از تنش خشکی، محتوای کاروتنوئید برگ است. برخی از گیاهان در طول تنش خشکی، میزان کاروتنوئید خود را حفظ می‌کنند و در برخی دیگر میزان کاروتنوئید کاهش و یا افزایش می‌یابد (دلال و تریپاتی، ۲۰۱۲). کاروتنوئیدها در شرایط تنش خشکی انرژی زیاد طول موج‌های کوتاه را گرفته و اکسیژن یکتایی را به سه‌تایی تبدیل می‌کنند و با گرفتن رادیکال‌های اکسیژن تولید شده، نقش آنتی‌اکسیدانی خود را ایفا می‌کنند. کمبود خفیف آب باعث افزایش میزان کاروتنوئیدها می‌شود، درحالی که کمبود شدید آب موجب کم‌شدن میزان کاروتنوئیدها می‌شود (مونه بوش و آلگره، ۲۰۰۴). بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان داد که ژنوتیپ تاسیلو در بین سایر ژنوتیپ‌ها افزایش معنی‌داری در میزان کاروتنوئید بین سال اول و دوم در شرایط تاریخ کشت معمول و آبیاری کامل داشت. همچنین ژنوتیپ‌های اکاپی و GKH0224 نیز کاهش معنی‌داری در بین سال اول و دوم کشت معمول و در شرایط آبیاری کامل داشتند. به طوری که بیشترین مقدار این صفت از کشت معمول در شرایط تنش خشکی از ژنوتیپ تاسیلو حاصل شد (۳۳/۱۰ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ الویس در شرایط تنش خشکی از کشت تأخیری به دست آمد (۶/۸۸ میلی‌گرم در گرم وزن تر) (جدول ۴-۱۰). می‌توان گفت ژنوتیپ تاسیلو با حفظ ظرفیت کاروتنوئیدی خود، آسیب‌های ناشی از تنش خشکی را تعدیل کرده است.

ب جدول ۴-۱۰. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان کاروتنوئید در دو سال
زراعی ۹۵-۱۳۹۳.

کاروتنوئید (میلی گرم بر گرم وزن تر)		ترکیب تیماری	
سال دوم	سال اول		
۲۶/۴. ^{b-f}	۲۵/۸۸. ^{c-f}	نپتون	آبیاری کامل
۹/۸۳. ^{s-w}	۱۱/۲۹. ^{p-w}	الویس	
۱۸/۲۰. ^{h-l}	۲۸/۳۹. ^{a-e}	اکاپی	
۲۹/۵۰. ^{a-d}	۱۱/۴۴. ^{p-w}	تاسیلو	
۹/۵۰. ^{t-w}	۲۳/۶۹. ^{efg}	GKH0224	
۱۷/۳۰. ^{h-m}	۲۱/۵۸. ^{f-i}	GKH2624	
۲۱/۳۶. ^{f-i}	۲۱/۵۵. ^{f-i}	GKH3705	
۲۴/۳۰. ^{d-g}	۲۴/۱۷. ^{d-g}	نپتون	کشت معمول
۱۰/۴۰. ^{q-w}	۱۱/۷۶. ^{n-w}	الویس	
۱۲/۲۰. ^{m-w}	۱۶/۸۹. ^{h-o}	اکاپی	
۳۳/۱۰. ^a	۳۱/۵۱. ^{ab}	تاسیلو	
۹/۷۰. ^{s-w}	۱۱/۵۵. ^{o-w}	GKH0224	
۱۲/۵۰. ^{m-v}	۱۷/۱۰. ^{h-n}	GKH2624	
۲۱/۱۰. ^{f-i}	۲۲/۰۷. ^{fgh}	GKH3705	
۲۶/۱۰. ^{c-f}	۲۶/۰۶. ^{c-f}	نپتون	آبیاری کامل
۸/۵۰. ^{u-w}	۹/۵۹. ^{s-w}	الویس	
۲۰/۱۰. ^{g-k}	۱۹/۸۰. ^{g-k}	اکاپی	
۲۸/۲۰. ^{a-e}	۲۸/۲۷. ^{a-e}	تاسیلو	
۱۰/۰۳. ^{r-w}	۹/۳۵. ^{t-w}	GKH0224	
۲۰/۳۰. ^{g-j}	۲۰/۳۹. ^{g-j}	GKH2624	
۱۹/۶۰. ^{g-k}	۲۰/۱۹. ^{g-k}	GKH3705	
۲۴/۵۰. ^{c-g}	۲۳/۹۴. ^{efg}	نپتون	کشت تأخیری
۸/۳۰. ^{vw}	۶/۸۸. ^w	الویس	
۱۴/۹۰. ^{k-s}	۱۳/۸۲. ^{l-u}	اکاپی	
۲۹/۳۰. ^{a-d}	۲۹/۶۸. ^{abc}	تاسیلو	
۸/۱۰. ^{vw}	۷/۱۷. ^{vw}	GKH0224	
۱۵/۶۰. ^{j-q}	۱۴/۱۳. ^{l-t}	GKH2624	
۱۵/۳۰. ^{j-r}	۱۶/۶۳. ^{i-p}	GKH3705	

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

با توجه به شکل ۴-۶۳-الف در بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ مشاهده شد که ژنوتیپ تاسیلو در سال اول کشت تأخیری افزایش معنی‌داری در بین سایر ژنوتیپ‌ها داشت ولی ژنوتیپ‌های اکاپی و GKH0224، در سال اول کشت تأخیری کاهش معنی‌داری در بین سایر ژنوتیپ‌ها داشتند، همچنین ژنوتیپ GKH3705 نیز کاهش معنی‌داری در سال دوم کشت تأخیری داشت. به طوری‌که بیشترین میزان کاروتنوئید از ژنوتیپ تاسیلو در سال دوم کشت معمول (۳۱/۳ میلی‌گرم در گرم وزن تر) و کمترین آن از سال اول کشت تأخیری از ژنوتیپ الویس حاصل شد (۸/۲۴ میلی‌گرم در گرم وزن تر). بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ نشان می‌دهد که ژنوتیپ‌های اکاپی و GKH2624 در سال اول و دوم و ژنوتیپ GKH0224 تنها در سال اول با اعمال تنش خشکی کاهش معنی‌داری و ژنوتیپ تاسیلو در سال اول در شرایط تنش خشکی روند افزایشی معنی‌دار در میزان کاروتنوئید داشتند. به طوری‌که بیشترین و کمترین میزان کاروتنوئید از ژنوتیپ تاسیلو و GKH0224 در شرایط تنش خشکی سال دوم به دست آمد (به ترتیب معادل ۳۱/۲ و ۸/۹ میلی‌گرم در گرم وزن تر) (شکل ۴-۶۳-ب). انجام کشت تأخیری موجب کاهش معنی‌دار کاروتنوئید در ژنوتیپ GKH0224 (در شرایط آبیاری کامل) و ژنوتیپ‌های الویس و GKH3705 (در شرایط تنش خشکی) و افزایش معنی‌دار ژنوتیپ تاسیلو (در شرایط آبیاری کامل و کشت تأخیری) در اثر برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ شد (شکل ۴-۶۳-ج). به طوری‌که بیشترین مقدار این صفت از ژنوتیپ تاسیلو در شرایط کشت معمول از تنش خشکی به دست آمد (۳۲/۳۱ میلی‌گرم در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ الویس از تنش خشکی در شرایط کشت تأخیری حاصل شد (۷/۵۹ میلی‌گرم در گرم وزن تر). این روند کاهشی را می‌توان احتمالاً به علت از بین رفتن آنزیم‌های بیوسنتزی رنگدانه‌های فتوسنتزی و همچنین القای تجزیه شدن یا مهار سنتز آن‌ها در شرایط تنش نسبت داد (دلال و تریپاتی، ۲۰۱۲).



شکل ۴-۶۳- برهم کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) و برهم کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ج) بر میزان کاروتنوئید.
حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

گیاهان برای مقابله با تنش‌ها مکانیسم‌های دفاعی مختلفی شامل آنزیمی و غیرآنزیمی به کار می‌برند. آسکوربات، توکوفرول، کاروتنوئیدها و ترکیب‌های متفرقه از جمله فلاونوئیدها، مانیتول‌ها و پلی‌فنول‌ها می‌باشد. وجود رنگیزه‌های محافظ مانند کاروتنوئیدها و آنتوسیانین‌ها از تخریب بیشتر مولکول کلروفیل در هنگام تنش جلوگیری به عمل می‌آورند (قربانی و همکاران، ۱۳۹۰). کاروتنوئیدها آنتی اکسیدان‌های محلول در چربی هستند که سه نقش عمده در گیاه ایفا می‌کنند. این ترکیبات، نور را در طول موج بین ۴۰۰ و ۵۵۰ نانومتر جذب نموده و به کلروفیل منتقل می‌کنند (نقش کمک به جذب نور). همچنین با پاکسازی اکسیژن فعال شده و سایر رادیکال‌های آزاد مضر که به طور طبیعی طی فتوسنتز تولید می‌شوند از دستگاه فتوسنتزی گیاه حفاظت می‌کنند (نقش آنتی اکسیداتیو) و در حفظ فتوسیستم I ثبات پروتئین‌های دریافت کننده‌ی نور و همین طور غشای تیلاکوئید حائز اهمیت هستند (نقش ساختاری) (نیوگی و همکاران، ۲۰۰۱؛ کولینس، ۲۰۰۱). از آنجا که کاروتنوئیدها مسئول پراکنش انرژی اضافه و پاکسازی اکسیژن فعال هستند، بنابراین افزایش در میزان کاروتنوئیدها باعث کاهش در سطوح اکسیژن فعال و یا فعالیت سوپراکسید دیسموتاز می‌شود (پومپلی و همکاران، ۲۰۱۰). افزایش میزان کاروتنوئید در این شرایط می‌تواند ناشی از نقش حفاظتی این رنگیزه‌ها باشد. احتمال می‌رود که این افزایش میزان کاروتنوئید بر اثر افزایش میزان تراکم ناشی از کاهش وجود آب در دسترس گیاه و زودتر مواجه شدن با تنش خشکی در این شرایط باشد (عمادی و همکاران، ۲۰۱۲). کاهش آنتی اکسیدانت غیرآنزیمی (کلروفیل و کاروتنوئیدها) در شرایط تنش ممکن است به دلیل ناپایداری کمپلکس‌های پروتئینی و تخریب کلروفیل به وسیله‌ی افزایش فعالیت آنزیم کلروفیل‌لاز باشد (ال تایب، ۲۰۰۴). از سوی دیگر، تأخیر در کاشت کلزای پاییزه سبب کوتاه شدن مرحله رویشی گیاه شده و در نتیجه گیاه در زمان مناسب به شاخص سطح برگ مطلوب نمی‌رسد؛ در نتیجه میزان مواد متابولیکی ذخیره‌ای با تشدید تنفس کاهش خواهد یافت که احتمالاً علت آن را می‌توان در کاهش رشد رویشی گیاه و در نتیجه کاهش مواد فتوسنتزی دانست. ارقامی که زودتر

جوانه زده و با سرعت بیشتری در زمستان رشد می کنند در ابتدای رشد سریع خود، سطح برگ بیشتری تولید می کنند، از تشعشع استفاده ی بیشتری کرده و کارایی استفاده از نور در برگ ها بیشتر شده و در نتیجه عملکرد بیشتری خواهند داشت (کیمبر و ام سی گروگر، ۱۹۹۵). بنابراین، می توان نتیجه گرفت که تأثیر تنش خشکی در شرایط کشت تأخیری بر میزان کاروتنوئیدها در ارقام و گونه های مختلف کلزا یکسان نیست و پاسخ های متفاوتی دیده می شود. در طول تنش خشکی، میزان کاروتنوئید کاهش یافته و نتوانسته است نقش حفاظتی خود را ایفا کند (بن احمد و همکاران، ۲۰۰۹). نتایج مشابهی روی گیاهان *Erythrina variegata* L. و *Saccharum officinarum* L. هم به دست آمده که حکایت از کاهش این رنگیزه در اثر تنش آبی دارد و با نتایج ما مطابقت دارد (وانگ و همکاران، ۲۰۱۰؛ مانوهاران و همکاران، ۲۰۱۰؛ سوریان و چالرمپول، ۲۰۰۴).

واریک و همکاران (۲۰۲۰) گزارش کردند که تنش خشکی موجب کاهش میزان کلروفیل a، b و کلروفیل کل در کلزا می شود. همچنین تنش خشکی میزان کاروتنوئید و هدایت روزنه ای در گیاه کلزا را افزایش می دهد. خودبین و همکاران (۲۰۲۰) بیان نمودند که تنش خشکی باعث کاهش غلظت کاروتنوئیدها، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل های کل می شود. با این حال، گلوکز، گالاکتوز، رامنوز، زایلوس، پرولین، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز، مالون دی آلدهید (در برگ و ریشه) و نسبت کلروفیل a و b را افزایش می دهد (خدابین و همکاران، ۲۰۲۰). از آنجا که رطوبت نقش مهمی در گیاه دارد، کاهش جذب رطوبت تأثیرات منفی بر روی خصوصیات فیزیولوژیکی گیاه دارد. مطالعات نشان داده اند که در تنش خشکی، رنگدانه های گیاهی مانند کاروتنوئیدها، کلروفیل a، کلروفیل b و غلظت کلروفیل کل به طور معنی داری کاهش می یابد. مطالعات قبلی در مورد گیاهان مانند لوبیا، نخود و گندم نشان می دهد که تنش خشکی میزان کلروفیل a و b را کاهش می دهد (مادوبو و همکاران، ۲۰۱۷). کلروفیل b در مقایسه با کلروفیل a به دلیل تنش خشکی کاهش می یابد و باعث افزایش نسبت کلروفیل b/a می شود که مطابق با نتایج اشرف و همکاران (۱۹۹۴) و نواب پور و

همکاران (۲۰۱۶) است؛ که به دلیل نقش کاروتنوئیدها در سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی است که از رنگدانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل) محافظت می‌کنند، مقادیر زیاد کاروتنوئیدها در شرایط تنش خشکی پیش بینی شده است. افزایش قابل توجه مقادیر کاروتنوئیدها در مرحله‌ی پرشدن بذر و همچنین افزایش آن در شرایط تنش خشکی نشان دهنده‌ی نقش آن در تنظیم مقادیر رادیکال‌های اکسیژن فعال است. شریفی و محمدخانی (۲۰۱۶) اظهار داشتند که تنش خشکی طولانی مدت کلروفیل کل را کاهش می‌دهد، که در ارقام حساس به گندم حساس تر از ارقام مقاوم به خشکی است. از دلایل دیگر کاهش مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی تحت تنش خشکی را می‌توان عموماً به تخریب ساختمان کلروپلاست و دستگاه فتوسنتزی، فتواکسیداسیون کلروفیل‌ها، واکنش آن‌ها با اکسیژن یکتایی و اختلالات هورمونی نسبت داد (نقوی و همکاران، ۲۰۱۵). تخریب مولکولی کلروفیل به علت جدا شدن زنجیره‌ی فیتولی از حلقه‌ی پورفیرین در اثر ROS و یا آنزیم کلروفیل‌لاز صورت می‌گیرد. بنابراین می‌توان گفت که ابتدایی‌ترین و معنی‌دارترین تغییر در ساختار سلولی، تخریب ساختاری کلروپلاست است که در آن فرآیند متابولیکی تجزیه‌ی کلروفیل و ماکرومولکول‌های دیگر رخ می‌دهد (سورینو و آئولد، ۲۰۱۳). گزارشات مشابهی نیز حاکی از این است که در گیاه آفتابگردان محتوی کاروتنوئید تحت شرایط تنش خشکی به طور معنی‌داری کاهش یافت (مانیوانان و همکاران، ۲۰۰۷). در مطالعه‌ی دیگری چنین گزارش شد که محتوی کاروتنوئید با افزایش تنش خشکی نسبت به تیمار شاهد، کاهش معنی‌داری یافت (مانوهاران و همکاران، ۲۰۱۰). کاهش محتوی کاروتنوئیدها می‌تواند به دلیل اکسید شدن آن‌ها توسط اکسیژن فعال و تخریب ساختار آن‌ها باشد. همچنین بررسی روی زیتون و سیر نشان داد که میزان کاروتنوئید با افزایش تنش خشکی کاهش یافت (آحمد و همکاران، ۲۰۰۹).

۴-۳-۵- میزان فلاونوئید

نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثرات متقابل سال×تاریخ کاشت، سال×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، آبیاری×ژنوتیپ، سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ، سال×آبیاری×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد میزان فلاونوئید را به طور معنی‌داری تحت تأثیر قرار داد (جدول پیوست ۶). غلظت فلاونوئید تحت تأثیر شرایط محیطی است. تاریخی و همکاران (۲۰۱۳) گزارش کرده‌اند که میزان این متابولیت ثانویه در برخی گیاهان تحت تنش خشکی افزایش می‌یابد (زمانی و همکاران، ۲۰۱۳). افزایش فلاونوئید در برگ گیاه کلزای تحت تنش خشکی (جدول ۴-۱۱) نشان می‌دهد که راهبردهای غیرآنزیمی نیز نقش مهمی در غلبه بر تنش اکسیداتیو دارند. مقایسه میانگین مربوط به برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان داد که بیشترین میزان فلاونوئید از ژنوتیپ تاسیلو در سال دوم تاریخ کاشت معمول در شرایط آبیاری کامل (۳۴/۹۰ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون در سال اول کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی به دست آمد (۷/۱۰ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) (جدول ۴-۱۱). همچنین کاهش معنی‌داری در ژنوتیپ‌های اکاپی و GKH0224 در شرایط کشت معمولی و آبیاری کامل بین دو سال در میزان فلاونوئید همانند میزان کاروتنوئید مشاهده شد. همچنین ژنوتیپ تاسیلو در شرایط کشت معمول و آبیاری کامل بین سال اول و دوم افزایش معنی‌داری در میزان فلاونوئید نشان داد (جدول ۴-۱۱).

جدول ۴-۱۱. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان فلاونوئید در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.

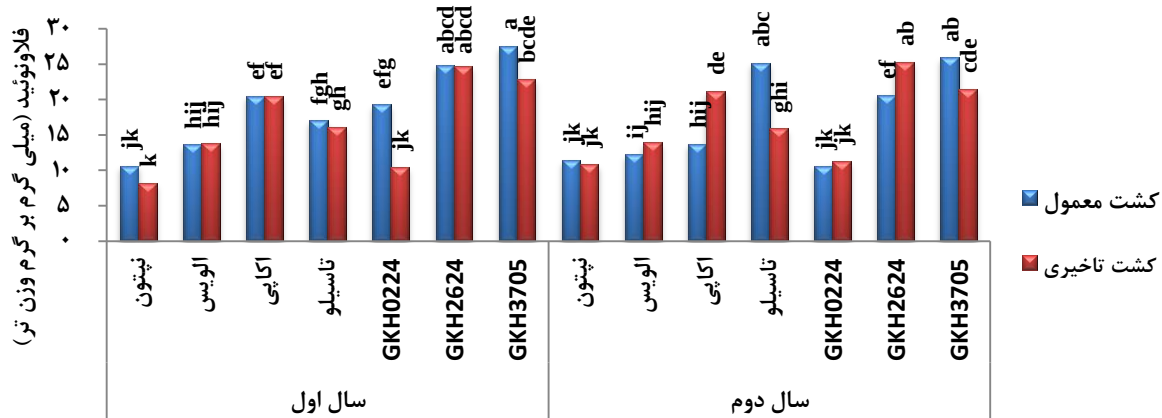
فلاونوئید (میلی گرم بر گرم وزن تر)			ترکیب تیماری	
سال دوم	سال اول			
۱۲/۳۰ ^{m-s}	۱۱/۸۰ ^{n-s}	نپتون	آبیاری کامل	
۱۰/۹۰ ^{o-s}	۱۲/۴۰ ^{m-s}	الویس		
۹/۳۰ ^{q-s}	۱۹/۵۰ ^{e-k}	اکاپی		
۳۴/۹۰ ^a	۱۶/۸۰ ^{i-o}	تاسیلو		
۱۱/۹۰ ^{n-s}	۲۷/۱۰ ^{bc}	GKH0224		
۱۸/۷۰ ^{f-l}	۲۳ ^{c-h}	GKH2624		
۲۷/۴۰ ^{bc}	۲۹/۶۰ ^{ab}	GKH3705		
			کشت معمول	
۱۰/۵۰ ^{p-s}	۹/۴۰ ^{qrs}	نپتون	تنش خشکی	
۱۳/۵۰ ^{l-r}	۱۴/۹۰ ^{j-r}	الویس		
۱۸/۲۰ ^{g-m}	۲۱/۶۰ ^{c-i}	اکاپی		
۱۵/۵۰ ^{j-p}	۱۷/۲۰ ^{h-n}	تاسیلو		
۹/۳۰ ^{qrs}	۱۱/۵۰ ^{n-s}	GKH0224		
۲۲/۷۰ ^{c-i}	۲۶/۶۰ ^{bc}	GKH2624		
۲۴/۴۰ ^{b-f}	۲۵/۴۰ ^{b-e}	GKH3705		
۱۲/۷۰ ^{m-s}	۹/۳۰ ^{qrs}	نپتون	آبیاری کامل	
۱۴/۴۰ ^{k-r}	۱۵/۵۰ ^{j-p}	الویس		
۲۲/۰۰ ^{c-i}	۲۱/۷۰ ^{c-i}	اکاپی		
۱۷/۰۰ ⁱ⁻ⁿ	۱۷/۱۰ ^{h-n}	تاسیلو		
۱۲/۴۰ ^{m-s}	۱۱/۷۰ ^{n-s}	GKH0224		
۲۵/۵۰ ^{bcd}	۲۵/۶۰ ^{bcd}	GKH2624		
۲۲/۴۰ ^{c-i}	۲۳/۹۰ ^{b-g}	GKH3705		
			کشت تأخیری	
۹/۰۰ ^{rs}	۷/۱۰ ^s	نپتون	تنش خشکی	
۱۳/۵۰ ^{l-r}	۱۲/۱۰ ^{n-s}	الویس		
۲۰/۳۰ ^{d-k}	۱۹/۲۰ ^{f-l}	اکاپی		
۱۴/۸۰ ^{j-r}	۱۵/۲۰ ^{j-q}	تاسیلو		
۱۰/۱۰ ^{p-s}	۹/۱۰ ^{rs}	GKH0224		
۲۵/۲۰ ^{b-e}	۲۳/۷۰ ^{b-g}	GKH2624		
۲۰/۵۰ ^{d-j}	۲۱/۹۰ ^{c-i}	GKH3705		

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

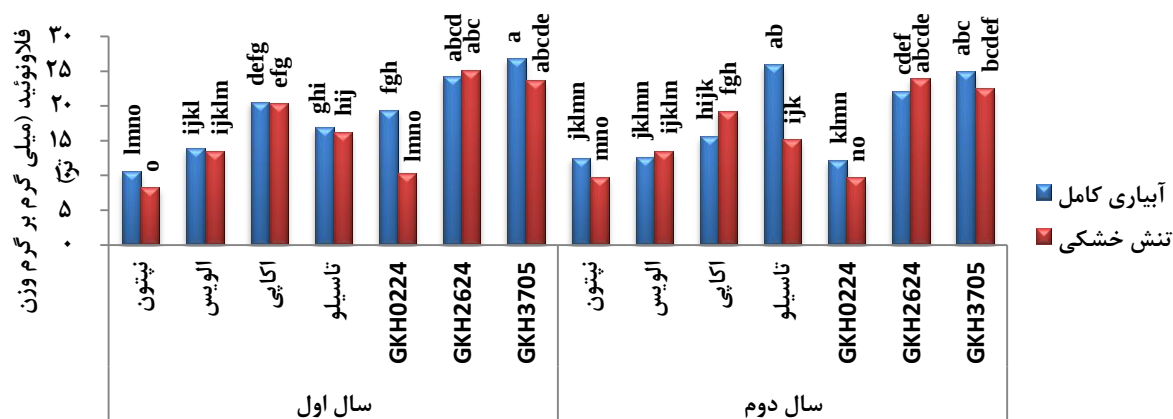
با توجه به شکل ۴-۶۴-الف بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کشت×ژنوتیپ نشان می‌دهد که کشت تأخیری باعث کاهش معنی‌دار میزان فلاونوئید در ژنوتیپ‌های GKH0224 و GKH3705 در سال اول کشت و ژنوتیپ‌های تاسیلو و GKH3705 در سال دوم کشت گردید، همچنین کشت تأخیری در سال دوم کشت باعث افزایش معنی‌دار میزان فلاونوئید در ژنوتیپ‌های اکاپی و GKH2624 نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها گردید. به طوری که بیشترین میزان این صفت از ژنوتیپ GKH3705 در شرایط کشت معمول سال اول (۲۷/۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و کمترین مقدار این صفت از ژنوتیپ نپتون در شرایط کشت تأخیری سال اول به دست آمد (۸/۱۹ میلی‌گرم بر گرم وزن تر). در بررسی اثر برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ نیز روند مشابهی معنی‌داری برای ژنوتیپ GKH0224 در سال اول با اعمال تنش خشکی مشاهده گردید؛ البته ژنوتیپ تاسیلو نیز در سال دوم و با اعمال تنش خشکی کاهش معنی‌داری نشان داد. به طوری که بیشترین مقدار فلاونوئید از ژنوتیپ GKH3705 در شرایط آبیاری کامل سال اول (۲۶/۷۷ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون در سال اول از تنش خشکی به دست آمد (۸/۲۴ میلی‌گرم بر گرم وزن تر). (شکل ۴-۶۴-ب).

بررسی مقایسه میانگین‌ها در برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان داد که کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل باعث کاهش معنی‌دار میزان فلاونوئید در ژنوتیپ‌های تاسیلو، GKH0224 و GKH3705 و باعث افزایش معنی‌دار میزان فلاونوئید در ژنوتیپ‌های اکاپی و GKH2624 گردید که بیشترین مقدار این صفت از ژنوتیپ GKH3705 در شرایط آبیاری کامل و کشت معمول (۲۸/۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و کمترین میزان این صفت از ژنوتیپ نپتون در شرایط تنش خشکی کشت تأخیری حاصل شد (۸/۰۲ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) (شکل ۴-۶۴-ج).

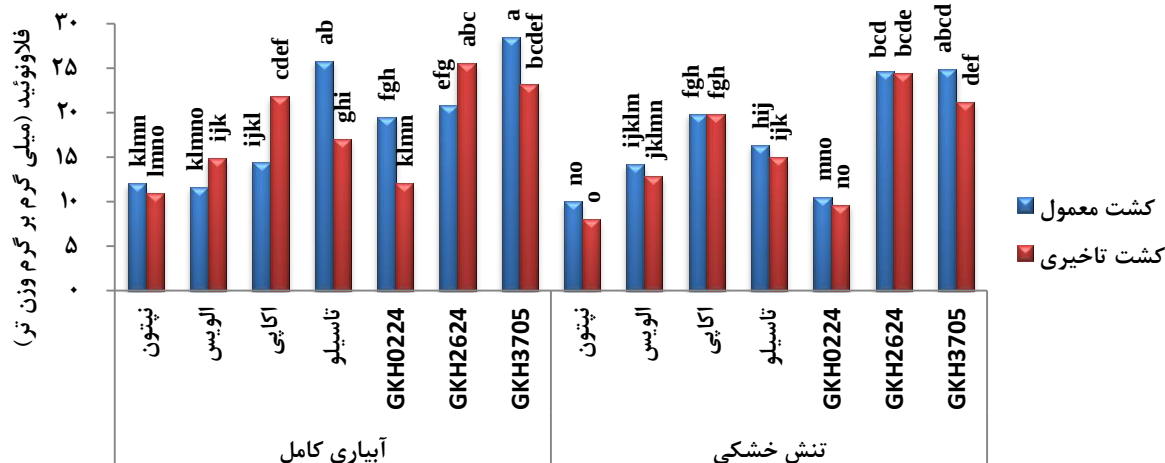
الف



ب



ج



شکل ۴-۶۴- اثر برهم کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) و برهم کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ج) بر میزان فلاونوئید.
حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

مقدار فلاونوئید در اثر تنش در گیاه کلزا افزایش یافت و البته این افزایش در همه‌ی ارقام مشاهده نشد، زیرا زمانی که گیاه در معرض تنش قرار می‌گیرد مقدار زیادی از گونه‌های فعال اکسیژن مانند آنیون سوپراکسید و رادیکال هیدروکسیل و پراکسید هیدروژن تولید می‌شود (جوبانی و همکاران، ۲۰۱۰). در بسیاری از گیاهان سیستم‌های آنزیمی برای از بین بردن این رادیکال‌ها فعال می‌شوند پس می‌توان نتیجه گرفت پیش از آن که سیستم آنزیمی وارد عمل شود فلاونوئیدها دست به کار شدند، اما با افزایش تنش، سیستم آنزیمی وارد عمل شده و از میزان فلاونوئیدها کمی کاسته شده است. در بررسی‌های پیشین زمانی که کلزا (*Brassica napus*) را تحت تنش آبی قرار دادند و به بررسی میزان فلاونوئید این گیاه پرداختند، مشاهده کردند که در اثر تحت تأثیر قرار دادن گیاه در تنش خشکی مقدار فلاونوئید آن به عنوان متابولیت ثانویه افزایش یافت البته محققان نتایج مشابهی را نیز روی گیاه *Stellaria longipes* به دست آوردند (سنگ‌تراش و همکاران، ۲۰۰۹؛ سیوم و همکاران، ۲۰۰۶). آن‌ها دریافتند که فلاونوئیدها به عنوان مواد آنتی‌اکسیدان در تنش خشکی که یک تنش اکسیداتیو است وارد عمل شده و میزان آن زیاد می‌شود. این نتایج بیانگر آن است که فلاونوئیدها توانایی پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن را دارند. خواص آنتی‌اکسیدانی فلاونوئیدها به اثر بازدارندگی آن‌ها در تنفس میتوکندریایی برمی‌گردد. ژو و همکاران (۲۰۲۰) بیان نمودند که مکانیسم غیرآنزیمی نقش مهمی در کنترل تنش اکسیداتیو و بهبود تحمل به خشکی در گیاه مانیوک دارد. آن‌ها بیان نمودند که تنش خشکی باعث افزایش محتوای فلاونوئید و فنول در گیاهان مانیوک می‌شود. این افزایش محتوای فلاونوئید و فنول ممکن است یکی از مکانیسم‌های دفاعی کلیدی در برابر تنش اکسیداتیو ناشی از خشکسالی در گیاه باشد. آن‌ها گزارش نمودند که محتوای فلاونوئید کل به طور قابل توجهی تحت خشکسالی متوسط افزایش یافته، اما به شدت پس از قرار گرفتن در معرض خشکسالی شدید کاهش می‌یابد. این مصرف سریع ترکیبات فلاونوئیدی ممکن است مسئول محدود کردن تجمع H_2O_2 توسط گیاه باشد.

با ایجاد تنش اکسیداتیو بیان ژن‌های آنتی‌اکسیدان (تان و همکاران، ۲۰۰۸) و مسیر فنیل پروپانویید به ویژه بیوسنتز فلاونوئیدها افزایش می‌یابد (مک‌کرنس و همکاران، ۲۰۰۱). فلاونوئیدها آنتی‌اکسیدان‌هایی هستند که می‌توانند به طور مستقیم از طریق انتقال یک پروتون موجود در حلقه خود سبب پاک‌سازی رادیکال‌های آزاد شوند (کائو و همکاران، ۲۰۰۹). همچنین فلاونوئیدها با کلاته کردن کاتیون‌ها می‌توانند پراکسیداسیون لیپیدهای وابسته به Fe^{+2} و Fe^{+3} این دو شکل عنصر آهن را متوقف کنند (سنگ تراش و همکاران، ۲۰۰۸). بررسی‌های پژوهشگران نشان داده است که فلاونوئیدها با کاهش سیالیت غشاءها، آن‌ها را نسبت به عوامل اکسیداتیو مقاوم کرده و از انتشار رادیکال‌های آزاد از خلال آن‌ها جلوگیری می‌کنند (هاربورن و ویلیامز، ۲۰۰۰). همچنین فلاونوئیدها با بازدارندگی آنزیم‌های سیکلواکسیژناز، لیپواکسیژناز، مونواکسیژناز میکروزومی و گزانتین اکسیداز از تشکیل رادیکال آزاد اکسیژن ممانعت می‌کنند (براون و همکاران، ۱۹۹۸). فعالیت آنتی‌اکسیدانتی فلاونوئیدها و خصوصیات ساختاری آن‌ها سبب شده تا نقش بسیار مهمی را در حفاظت گیاهان در برابر تنش‌ها ایفا کنند (شجاعی و همکاران، ۲۰۱۵). مطالعات نشان داده است که بیان برخی ژن‌های دخیل در متابولیسم فلاونوئیدها در شرایط تنش خشکی می‌تواند سبب تجمع این ترکیبات در گیاهان شده و تحمل آن‌ها را در برابر تنش‌ها افزایش دهند (ناکابایاشی و همکاران، ۲۰۱۴). به نظر می‌رسد تأثیر تاریخ‌های مختلف کاشت و سال بر میزان فلاونوئیدها نیز ناشی از تغییر شرایط محیطی به ویژه میزان رطوبت قابل دسترس گیاه باشد. میزان فلاونوئید و فلاونول تحت تنش خشکی نشان داد که این عوامل به عنوان متابولیت ثانوی در گیاه افزایش می‌یابد (میونگ مین و همکاران، ۲۰۰۹). افزایش در میزان فلاونوئید و فلاونول برای نمونه‌های تحت تنش این پژوهش با تغییرات گزارش شده در گیاهان دیگری مانند آنیسون برای فلاونوئید مطابقت داشته و نشان‌دهنده‌ی اثر محافظتی آنتی‌اکسیدان‌های فلاونوئیدی طی استرس خشکی است (هرناندز و همکاران، ۲۰۰۴). فلاونوئیدها به دلیل داشتن نقش آنتی‌اکسیدانی به طور مستقیم با وارد شدن در واکنش‌های احیایی و یا به طور غیرمستقیم به وسیله‌ی

کلاته کردن آهن مانع تنش اکسیداتیو می‌شوند. روند ثابت کاهش فلاونوئید با گذشت زمان و پس از حذف تنش این احتمال را مطرح می‌کند که محرک‌های لازم برای افزایش مقادیر آن‌ها حذف شده و در نتیجه لزوم افزایش سنتز آن‌ها را رفع کرده است (حسنلو و همکاران، ۲۰۱۵).

۴-۳-۶- میزان آنتوسیانین

نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که میزان آنتوسیانین همانند آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی به طور معنی‌داری تحت تأثیر اثرات ساده‌ی تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت، سال×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ، آبیاری×ژنوتیپ، سال×آبیاری×ژنوتیپ، تاریخ-کاشت×آبیاری×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت (جدول پیوست ۶). در بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ برای صفت آنتوسیانین روند مشابهی همانند میزان کاروتنوئید و فلاونوئید مشاهده شد و ژنوتیپ‌های اکاپی و GKH0224 در شرایط کشت معمول و آبیاری کامل بین سال اول و دوم روند کاهشی معنی‌دار و ژنوتیپ تاسیلو روند افزایشی معنی‌دار نشان دادند به طوری‌که بیشترین سطح آنتوسیانین مربوط به ژنوتیپ تاسیلو در تاریخ کاشت معمول سال دوم در شرایط تنش خشکی بود (۴۵/۳۰ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و کمترین مقدار آن از تاریخ کاشت تأخیری و تنش خشکی سال دوم از ژنوتیپ GKH0224 به دست آمد (۹/۸ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) (جدول ۴-۱۲).

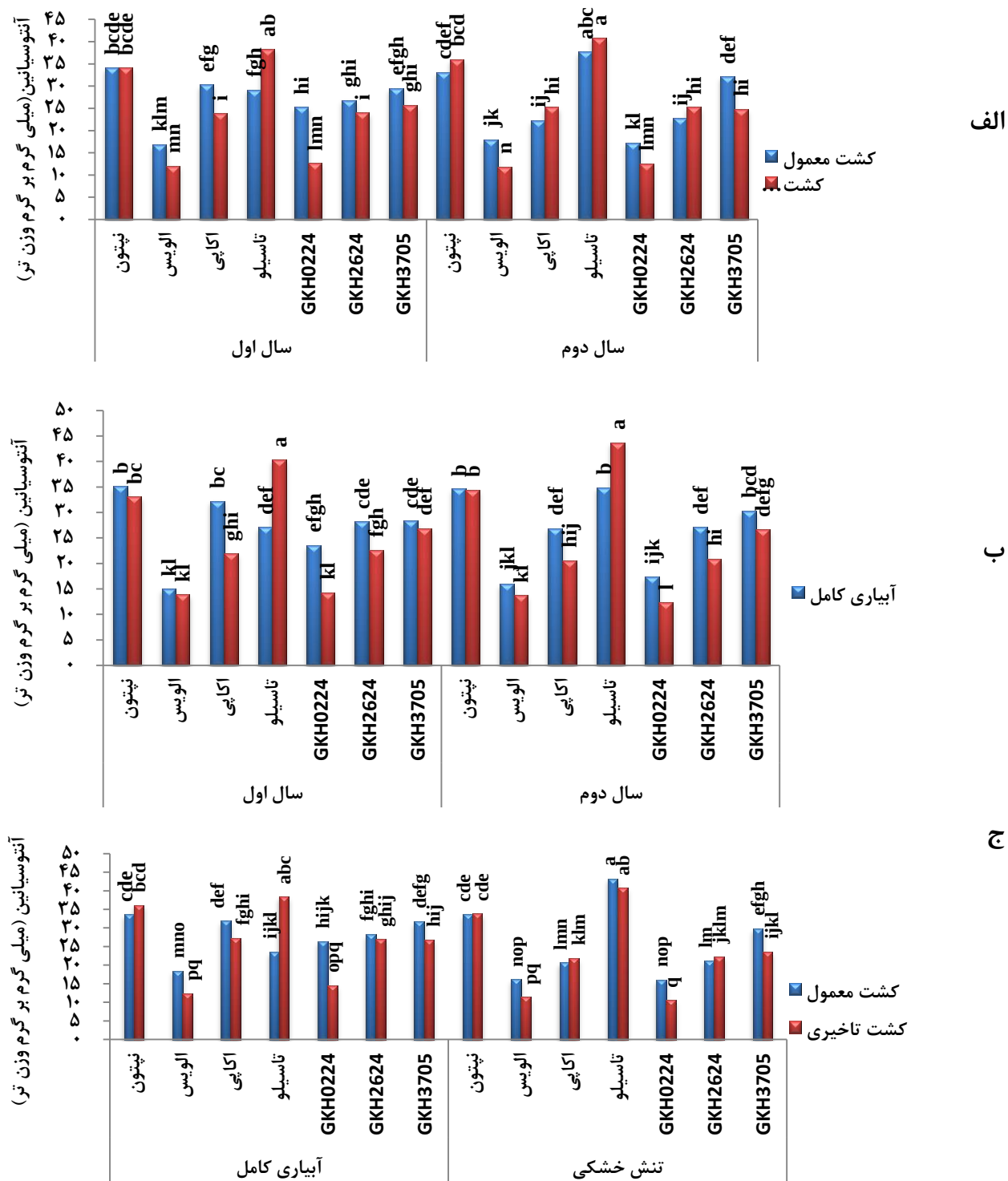
بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ در شکل ۴-۶۵-الف نشان داد که در سال اول و با انجام کشت تأخیری کاهش معنی‌داری در ژنوتیپ اکاپی و GKH0224 و روند افزایشی معنی‌دار در ژنوتیپ تاسیلو مشاهده شد؛ روند کاهشی معنی‌داری نیز در ژنوتیپ الویس و GKH3705 در سال دوم با انجام کشت تأخیری در میزان آنتوسیانین مشاهده شد. به طوری‌که بیشترین و کمترین میزان آنتوسیانین به ترتیب از

ژنوتیپ‌های تاسیلو و الویس در سال دوم کشت تأخیری (به ترتیب معادل ۴۰/۸۵ و ۱۱/۸ میلی گرم بر گرم وزن تر) به دست آمد. بررسی مقایسه میانگین‌های برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ نشان می‌دهد که در سال اول و دوم با اعمال تنش خشکی در ژنوتیپ‌های اکاپی، GKH0224 و GKH2624 روند معنی‌دار کاهشی و در ژنوتیپ تاسیلو روند معنی‌داری افزایشی مشاهده شد که بیشترین و کمترین میزان آنتوسیانین از ژنوتیپ‌های تاسیلو و GKH0224 در سال دوم کشت تأخیری (به ترتیب معادل ۴۳/۷ و ۱۲/۳۲ میلی گرم بر گرم وزن تر) به دست آمد (شکل ۴-۶۵-ب). بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان می‌دهد که انجام کشت تأخیری موجب کاهش معنی‌دار میزان آنتوسیانین در ژنوتیپ‌های الویس، GKH0224 و GKH3705 (در شرایط آبیاری کامل) و ژنوتیپ‌های GKH0224 و GKH3705 (در شرایط تنش خشکی) شد، همچنین آبیاری کامل در شرایط کشت تأخیری باعث افزایش معنی‌دار میزان آنتوسیانین در ژنوتیپ تاسیلو گردید به طوری که بیشترین میزان این رنگیزه از ژنوتیپ تاسیلو در تاریخ کشت معمول در شرایط تنش خشکی (۴۳/۲۴ میلی گرم بر گرم وزن تر) و کمترین این صفت از ژنوتیپ GKH0224 در تاریخ کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی به دست آمد (۱۰/۵۵ میلی گرم بر گرم وزن تر) (شکل ۴-۶۵-ج).

جدول ۴-۱۲. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان آنتوسیانین در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.

آنتوسیانین (میلی گرم بر گرم وزن تر)			ترکیب تیماری
سال دوم	سال اول		
۳۲/۱۰ ^{d-j}	۳۵/۲۰ ^{b-g}	نپتون	آبیاری کامل
۲۰/۳۰ ^{l-p}	۱۶/۷۰ ^{n-s}	الویس	
۲۶/۸۰ ^{i-m}	۳۶/۹۰ ^{b-f}	اکاپی	
۳۰/۱۰ ^{e-k}	۱۷/۱۰ ^{n-s}	تاسیلو	
۱۹/۶۰ ^{m-q}	۳۳/۳۰ ^{d-j}	GKH0224	
۲۷/۴۰ ^{h-l}	۲۹/۳۰ ^{f-k}	GKH2624	
۳۴/۲۰ ^{c-i}	۲۹/۴۰ ^{f-k}	GKH3705	
۳۴/۱۰ ^{c-i}	۳۳/۲۰ ^{d-j}	نپتون	کشت معمول
۱۵/۴۰ ^{o-s}	۱۶/۸۰ ^{n-s}	الویس	
۱۷/۷۰ ^{n-r}	۲۳/۷۰ ^{k-n}	اکاپی	
۴۵/۳۰ ^a	۴۱/۲۰ ^{abc}	تاسیلو	
۱۴/۸۰ ^{o-s}	۱۷/۲۰ ^{n-s}	GKH0224	
۱۸/۰۰ ^{n-r}	۲۴/۳۰ ^{k-n}	GKH2624	
۳۰/۱۰ ^{e-k}	۲۹/۷۰ ^{e-k}	GKH3705	
۳۷/۲۰ ^{b-e}	۳۵/۱۰ ^{b-g}	نپتون	آبیاری کامل
۱۱/۶۰ ^{rs}	۱۳/۲۰ ^{p-s}	الویس	
۲۷/۰۰ ^{i-m}	۲۷/۶۰ ^{g-l}	اکاپی	
۳۹/۶۰ ^{a-d}	۳۷/۱۰ ^{b-e}	تاسیلو	
۱۵/۱۰ ^{o-s}	۱۳/۹۰ ^{o-s}	GKH0224	
۲۶/۸۰ ^{i-m}	۲۷/۱۰ ^{h-m}	GKH2624	
۲۶/۴۰ ^{j-m}	۲۷/۳۰ ^{h-l}	GKH3705	
۳۴/۷۰ ^{b-h}	۳۳/۰۰ ^{d-j}	نپتون	کشت تأخیری
۱۲/۰۰ ^{qrs}	۱۰/۹۰ ^{rs}	الویس	
۲۳/۵۰ ^{k-n}	۲۰/۱۰ ^{l-p}	اکاپی	
۴۲/۱۰ ^{ab}	۳۹/۴۰ ^{a-d}	تاسیلو	
۹/۸۰ ^s	۱۱/۳۰ ^{rs}	GKH0224	
۲۳/۷۰ ^{k-n}	۲۰/۹۰ ^{l-o}	GKH2624	
۲۳/۱۰ ^{k-n}	۲۴/۱۰ ^{k-n}	GKH3705	

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.



آنتوسیانین‌ها به عنوان یک رنگیزه‌ی آنتی‌اکسیدانی، تنش اکسیداتیو را کاهش می‌دهند (هوکسترا و همکاران، ۲۰۰۱). آنتوسیانین‌ها رنگدانه‌های محلول در آب و از خانواده‌ی فلاونوئیدها هستند که از مسیر شیکمیک اسید ساخته می‌شوند (هولتون و کورنیش، ۱۹۹۵). آنتوسیانین‌ها دارای خاصیت آنتی‌اکسیدانی هستند، و به عنوان گیرنده‌ی رادیکال‌های آزاد عمل می‌کنند و گیاهان را در برابر تنش‌های اکسیداتیو محافظت می‌کنند (لین-وانگ و همکاران، ۲۰۱۰). بررسی‌های پیشین نشان داده است که در برگ‌های گیاه *Brachystegia spiciformis* تجمع آنتوسیانین سبب کاهش پتانسیل اسمزی برگ‌ها و در نتیجه کاهش پتانسیل آب برگ و کاهش هدایت روزنه‌ای می‌شود (چونسکی و جانسون، ۱۹۹۳). در این تحقیق نیز همانند تحقیقات گذشته با افزایش تنش خشکی میزان تولید فلاونوئیدها افزایش یافته است (واتکینسون و همکاران، ۲۰۰۶). همچنین در *Craterostigma* انباشتگی آنتوسیانین در برگ گیاه شرایط آبیگری گزارش شده است (هوکسترا و همکاران، ۲۰۰۱). این نتایج نشان دهنده‌ی افزایش مسیر تولید فلاونوئید است که منجر به تولید آنتوسیانین می‌شود (واتکینسون و همکاران، ۲۰۰۶).

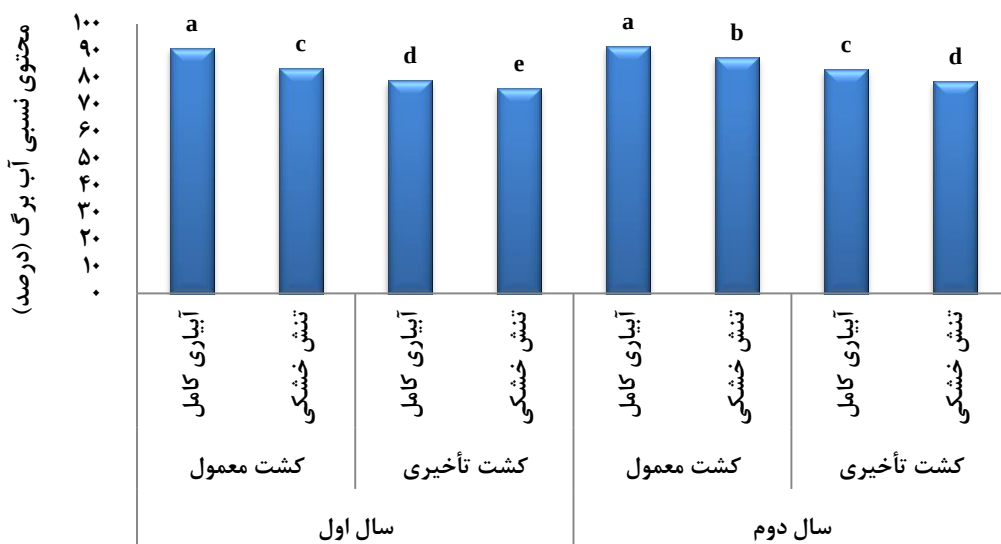
در حفاظت غیرآنزیمی سنتز ترکیب‌هایی مانند اسید آسکوربیک، کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها و آلکالوئیدها افزایش خواهد یافت (میرنوف و ولر، ۲۰۰۰). آنتوسیانین و فنل‌ها متابولیت‌های ثانویه‌ی گیاهی هستند که از گیاه در برابر واکنش‌های فتودینامیک آسیب رساننده، با سرکوب کردن رادیکال‌های آزاد اکسیژن، حفاظت می‌کنند (فنایی و همکاران، ۱۳۸۹). فعالیت آنتی‌اکسیدانی در گیاهان رابطه مستقیم با مقدار ترکیبات فنلی و فلاونوئیدی کل و آنتوسیانینی دارد (کمالی و همکاران، ۱۳۹۳). فتوسنتز تعیین کننده‌ی اصلی رشد و عملکرد گیاهان است در این راستا، این رنگدانه همانند فلاونوئید با افزایش تراکم نقش و فعالیت آنتی‌اکسیدان غیرآنزیمی و رنگیزه‌ی کمکی آن در برخی تیمارها افزایش یافت. تحقیقات صورت گرفته نشان داده است که تنش خشکی سبب افزایش میزان آنتوسیانین در گیاهان می‌شود (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۰).

آنتوسیانین‌ها رنگیزه‌هایی هستند که به واسطه حفاظت نوری، گیاه را در شرایط تنش خشکی در برابر تنش اکسیداتیو محافظت می‌کنند (چالکر، ۲۰۰۲). افزایش آنتوسیانین تحت تنش، که درباره‌ی گیاه بگونیا پیشنهاد کرده‌اند (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۰)، می‌تواند به علت نقش حفاظتی آنتوسیانین به وسیله‌ی حذف مستقیم تنش اکسیداتیو باشد. کاهش معنی‌دار مقادیر آنتوسیانین تحت تنش خشکی به علت بسته شدن روزنه‌ها، کاهش میزان فتوسنتز و افزایش تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن در کلروپلاست رخ می‌دهد. این امر سبب اکسید شدن آنتوسیانین‌ها توسط اکسیژن فعال و تخریب ساختار آن‌ها می‌شود (پاری و همکاران، ۲۰۰۲؛ شارما و دوبی، ۲۰۰۵). نتایج حاضر با بررسی پیشین درباره‌ی گیاه زیتون (احمد و همکاران، ۲۰۰۹) نیز مطابقت دارد.

۴-۴- صفات فیزیولوژیکی

۴-۴-۱- محتوای نسبی آب برگ

نتایج جدول تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که محتوی نسبی آب برگ به طور معنی‌داری تحت تأثیر اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت، تاریخ کاشت×آبیاری، سال×تاریخ کاشت×آبیاری، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد و برهم‌کنش سال×آبیاری در سطح احتمال پنج درصد قرار گرفت (جدول پیوست ۷). مقایسه میانگین مربوط به اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری نشان داد که بیشترین محتوی نسبی آب برگ مربوط به تیمار آبیاری کامل در سال دوم در تاریخ کاشت معمول (۹۱/۷۸ درصد) و کمترین آن مربوط به تیمار تنش خشکی در سال اول در تاریخ کاشت تأخیری می‌باشد (۷۶/۲۴ درصد) (شکل ۴-۶۶).



شکل ۴-۶۶. اثر متقابل سال $\times$ تاریخ کاشت $\times$ آبیاری بر محتوای نسبی آب برگ.
حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

عدم تعادل بین عرضه و تقاضای آب در گیاه محتمل ترین دلیل کاهش محتوای نسبی آب برگ گیاه در شرایط تنش خشکی می باشد. به عبارتی در شرایط تنش خشکی ریشه ها قادر به تأمین آب از دست رفته از طریق تعرق نبوده و در نتیجه پتانسیل آب برگ کاهش پیدا می کند (محمدزاده و همکاران، ۲۰۱۲). سایر عوامل نظیر شرایط متغیر آب و هوایی در سال های مختلف و مدیریت محصول نظیر تاریخ کاشت می تواند میزان آب قابل دسترس در منطقه ی توسعه ی ریشه و به تبع آن محتوای نسبی آب برگ را تحت تأثیر قرار دهد. حاتموند و همکاران (۲۰۱۵) گزارش کردند که وقوع تنش خشکی سبب کاهش محتوای نسبی آب برگ در کلزا می شود و واکنش ارقام مختلف متفاوت می باشد. وضعیت آب گیاه با چند متغیر فیزیولوژیکی، از جمله آماس برگ، رشد، هدایت روزنه، تعرق، فتوسنتز و تنفس ارتباط مستقیم دارد (خلیلزاده و همکاران، ۲۰۱۷). در شرایط استرس خشکی، افزایش شار یونی می تواند به غشاهای سلولی گیاه آسیب برساند و پتانسیل آب سلول گیاه را تحت تأثیر قرار دهد. به نظر می رسد که اثرات مهاری و مضر کمبود آب با تاریخ کشت نرمال کاهش می یابد (پرتویان و

همکاران، ۲۰۱۳). بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ نیز نشان داد که ژنوتیپ GKH3705 در سال دوم و تاریخ کاشت معمول بیشترین محتوای نسبی آب را داشته (۹۲/۱۵ درصد) و کمترین آن مربوط به ژنوتیپ GKH0224 در سال اول و تاریخ کاشت تأخیری بود (۷۶/۶۵ درصد) (جدول ۴-۱۳).

جدول ۴-۱۳. مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر محتوای نسبی آب برگ کلزا.

سال	ترکیب تیماری	نپتون	الویس	اکاپی	تاسیلو	GKH0224	GKH2624	GKH3705
اول	کشت معمول	۸۸/۰۷ ^{cd}	۸۵/۶۵ ^e	۸۵/۰۴ ^e	۸۸/۶۵ ^{bcd}	۸۴/۳۶ ^{ef}	۸۹/۰۸ ^{bcd}	۹۰/۶۸ ^{ab}
	کشت تأخیری	۷۶/۸۵ ^{lm}	۷۷/۶۱ ^{klm}	۷۷/۲۶ ^{klm}	۷۷/۹۱ ^{klm}	۷۶/۶۵ ^m	۷۸/۱۰ ^{klm}	۷۸/۹۴ ^{ijkl}
دوم	کشت معمول	۸۹/۷۶ ^{bcd}	۸۸/۷۶ ^{bcd}	۸۸/۳۷ ^{cd}	۹۰/۳۷ ^{abc}	۸۷/۹۱ ^d	۹۰/۶۰ ^{ab}	۹۲/۱۵ ^a
	کشت تأخیری	۸۰/۴۲ ^{ghi}	۸۱/۰۴ ^{ghi}	۸۰/۱۸ ^{hij}	۸۱/۵۹ ^{gh}	۷۹/۰۷ ^{ijk}	۸۱/۹۸ ^{gh}	۸۲/۴۲ ^{fg}

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

با توجه به این که اختلاف درجه حرارت و بارندگی هر دو سال چندان تفاوت نداشت، بنابراین تفاوت در محتوای نسبی آب برگ می‌تواند ناشی از واکنش متفاوت ارقام در هر دو سال باشد. شیرانی‌راد و همکاران (۲۰۱۴) نیز کاهش محتوای نسبی آب برگ را در شرایط کاشت دیر هنگام و قطع آبیاری از مرحله خورجین دهی به بعد گزارش نموده‌اند. ابراهیمیان و همکاران (۲۰۱۲) گزارش نمودند که تحت شرایط تنش متوسط، ژنوتیپ‌هایی با محتوای نسبی آب برگ بالا، ممکن است بتوانند انتخابی برای ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا باشند. جمشیدی زیناب و همکاران (۱۳۹۴) نیز گزارش کردند که محتوای نسبی آب برگ در اثر اعمال تنش خشکی در مرحله خورجین‌دهی بر چهار رقم کلزا معنی‌دار بود و بیشترین محتوای نسبی آب برگ مربوط به رقم SLMO46

و به میزان ۷۹/۷۱ درصد بود. نتایج مطالعه رشیدی و همکاران (۲۰۱۲) بر روی رابطه‌ی بین تحمل به تنش خشکی با تعدادی از صفات فیزیولوژیک در ۲۲ ژنوتیپ کلزا نشان داد که میزان رطوبت نسبی آب برگ در شرایط تنش آبی کاهش یافت. ژنوتیپی که در شرایط تنش آبی کمترین کاهش را در محتوای نسبی آب برگ داشت، توانایی بیشتری در تنظیم اسمزی تحت تنش داشت (پاسبان‌اسلام و همکاران، ۲۰۰۰). در آزمایش دیگری که آتیا (۲۰۰۳) انجام داد این نتیجه به دست آمد که با اعمال تنش خشکی، محتوای نسبی آب برگ کاهش یافت که با نتایج تحقیق حاضر مطابقت دارد. با توجه به وجود همبستگی بالا بین توان جذب آب و محتوای نسبی آب برگ در کلزا، به دنبال بروز خشکی و کاهش توان جذب آب، محتوای نسبی آب برگ کاهش می‌یابد (پاسبان‌اسلام و همکاران، ۲۰۰۰). مجیدی و همکاران (۱۳۹۳) نیز گزارش نمودند که در همه‌ی ژنوتیپ‌های مورد بررسی، مقدار محتوای نسبی آب برگ در اثر تنش رطوبتی کاهش یافت، به طوری که میانگین این صفت در شرایط بدون تنش رطوبتی ۷۷/۲۱ درصد و در شرایط تنش رطوبتی ۷۱/۷۹ درصد بود که میزان ۶/۹۱ درصد کاهش نشان داد. بر طبق نظر آلن و همکاران (۱۹۹۸) نیز کاهش محتوای نسبی آب برگ با کاهش در میزان فتوسنتز و نهایتاً کاهش تولید مشاهده شده است. همچنین پاندی و همکاران (۲۰۰۱) گزارش نمودند که محتوای نسبی آب برگ در شرایط تنش رطوبتی کاهش یافت. در شرایط تنش کم‌آبی، ارقامی از کلزا که قادر باشند مقدار آب بیشتری را حفظ نمایند، دارای عملکرد دانه و در نتیجه روغن بیشتری می‌باشند (دانشمند و همکاران، ۲۰۰۷). از آنجایی که بسته شدن روزنه‌ها موجب کاهش تعرق و در نتیجه کاهش جذب CO_2 می‌شود و محدودیت اصلی برای فتوسنتز و رشد به وجود می‌آورد، لذا ارقامی که هدایت روزنه‌ای آن‌ها در شرایط تنش کمتر کاهش یابد؛ نسبت به تنش خشکی مقاوم‌تر می‌باشند (جباری و همکاران، ۱۳۹۰).

۴-۴-۲- مقاومت روزنه‌ای

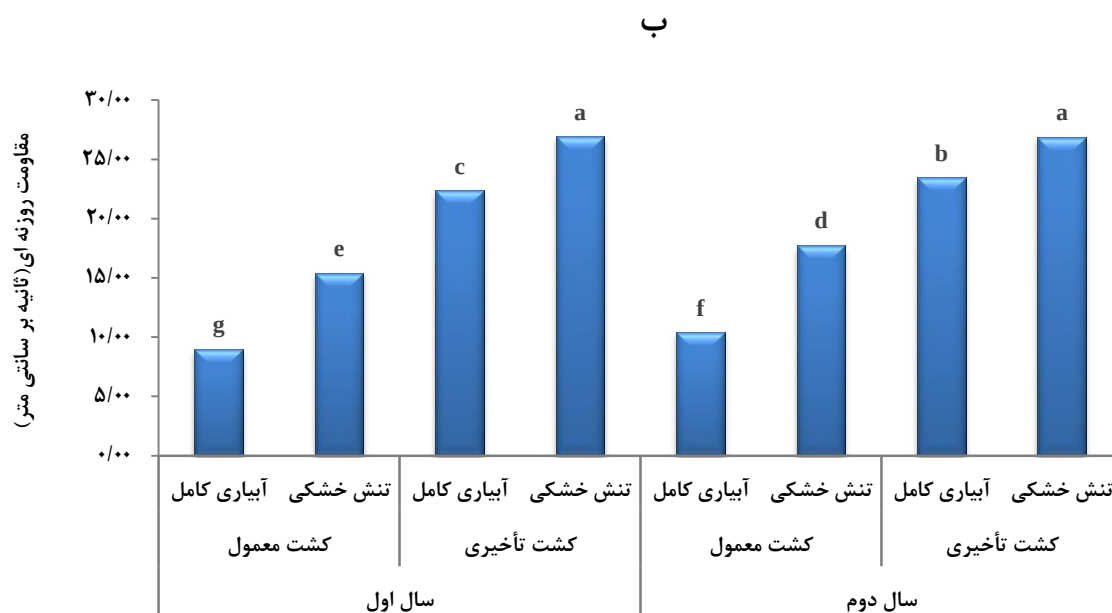
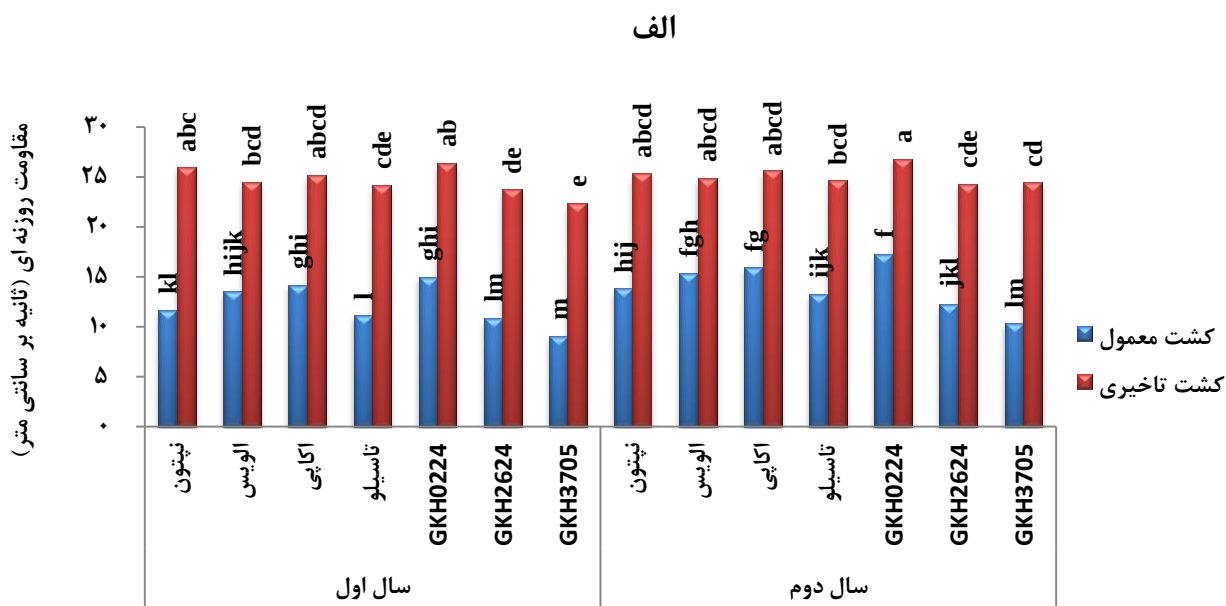
نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که مقاومت روزنه‌ای تحت تأثیر اثرات اصلی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت، تاریخ کاشت×آبیاری، سال×تاریخ کاشت×آبیاری، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، (در سطح احتمال یک درصد) و برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (در سطح احتمال پنج درصد) قرار گرفت (جدول پیوست ۷).

بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان داد که روند افزایشی معنی‌داری در ژنوتیپ GKH3705 در آبیاری کامل در هر دو شرایط کشت معمول و کشت تأخیری بین سال اول و دوم مشاهده شد. به طوری که بیشترین میزان مقاومت روزنه‌ای از ژنوتیپ GKH0224 از سال دوم کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی (۲۸/۸۰ ثانیه بر سانتی‌متر) و کمترین میزان آن از ژنوتیپ GKH3705 در سال اول کشت معمول در شرایط آبیاری کامل به دست آمد (۶/۲۰ ثانیه بر سانتی‌متر) (جدول ۴-۱۴). بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ در شکل ۴-۶۷-الف نشان می‌دهد که روند افزایشی معنی‌داری در همه‌ی ژنوتیپ‌ها برای مقاومت روزنه‌ای وجود دارد به طوری که تاریخ کشت تأخیری نسبت به تاریخ کشت معمول باعث افزایش مقاومت روزنه‌ای در همه‌ی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه شد. در این بررسی بیشترین میزان مقاومت روزنه‌ای از ژنوتیپ GKH0224 در سال دوم کشت تأخیری (۲۶/۸ ثانیه بر سانتی‌متر) و کمترین میزان آن از ژنوتیپ GKH3705 در سال اول کشت معمول به دست آمد (۹/۰۲ ثانیه بر سانتی‌متر). مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری نیز نشان می‌دهد که بیشترین میزان مقاومت روزنه‌ای در تیمارهای تنش خشکی و کشت تأخیری در هر دو سال (۲۶/۸۹ و ۲۶/۸۶ ثانیه بر سانتی‌متر) و کمترین میزان مقاومت روزنه‌ای در تیمارهای کشت معمول با آبیاری کامل در سال اول (۸/۹۵ ثانیه بر سانتی‌متر) مشاهده شد (شکل ۴-۶۷-ب).

جدول ۴-۱۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان مقاومت روزنه‌ای در دوسال
زراعی ۹۵-۱۳۹۳

مقاومت روزنه‌ای (ثانیه بر سانتی‌متر)		ترکیب تیماری	
سال دوم	سال اول		
۱۰/۳. ^{xyz}	۸/۶. ^{yz}	نپتون	آبیاری کامل
۱۱/۷. ^{vwx}	۱۰/۲. ^{xyz}	الویس	
۱۲/۱. ^{vwx}	۱۰/۶. ^{xyz}	اکاپی	
۹/۸. ^{xyz}	۸/۱. ^z	تاسیلو	
۱۳/۸. ^{uvw}	۱۱/۲. ^{wxy}	GKH0224	
۸/۴. ^{yz}	۷/۹. ^z	GKH2624	
۶/۵. ^e	۶/۲. ^f	GKH3705	
۱۷/۴. ^{p-s}	۱۴/۷. ^{stuv}	نپتون	تنش خشکی
۱۹/۲. ^{n-q}	۱۶/۹. ^{p-t}	الویس	
۱۹/۸. ^{m-p}	۱۷/۷. ^{p-s}	اکاپی	
۱۶/۷. ^{q-u}	۱۴/۱. ^{t-w}	تاسیلو	
۲۰/۸. ^{l-o}	۱۸/۸. ^{o-r}	GKH0224	
۱۶/۱. ^{r-u}	۱۳/۸. ^{uvw}	GKH2624	
۱۴/۲. ^{t-w}	۱۱/۹. ^{vwx}	GKH3705	
۲۴/۶. ^{d-j}	۲۴/۱. ^{e-k}	نپتون	آبیاری کامل
۲۲/۹. ^{h-l}	۲۲/۱. ⁱ⁻ⁿ	الویس	
۲۳/۸. ^{f-l}	۲۳/۲. ^{g-l}	اکاپی	
۲۲/۶. ^{h-m}	۲۱/۷. ^{j-o}	تاسیلو	
۲۴/۸. ^{c-i}	۲۴/۸. ^{c-i}	GKH0224	
۲۲/۲. ⁱ⁻ⁿ	۲۱/۱. ^{k-o}	GKH2624	
۲۳/۳. ^{g-l}	۱۹/۴. ^{n-q}	GKH3705	
۲۶/۲. ^{a-g}	۲۷/۸. ^{abc}	نپتون	تنش خشکی
۲۶/۹. ^{a-e}	۲۶/۹. ^{a-e}	الویس	
۲۷/۶. ^{a-d}	۲۷/۲. ^{a-d}	اکاپی	
۲۶/۷. ^{a-f}	۲۶/۷. ^{a-f}	تاسیلو	
۲۸/۸. ^a	۲۸. ^{ab}	GKH0224	
۲۶/۴. ^{a-f}	۲۶/۴. ^{a-f}	GKH2624	
۲۵/۵. ^{b-h}	۲۵/۴. ^{b-h}	GKH3705	

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.



شکل ۴-۶۷: برهم کنش سال × تاریخ کاشت × ژنوتیپ (الف)، برهم کنش سال × تاریخ کاشت × آبیاری (ب) بر میزان مقاومت روزنه ای.

حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

شکوه فر و سهرابی (۲۰۱۳) نشان دادند که تیمارهای آبیاری نرمال و تنش خشکی به ترتیب بیشترین و

کمترین مقدار هدایت روزنه ای را دارا هستند. گیاه برای اجتناب از تنش و استفاده بهتر از مقدار آب محدودی که

در اختیار دارد، اقدام به بستن روزنه‌های خود می‌کند تا از هدر روی آب جلوگیری شود، بنابراین با شروع دوره خشکی، تا مدتی گیاه تعرق و هدایت روزنه ای خود را در سطح حداکثر نگه می‌دارد، ولی با تداوم دوره‌ی خشکی، اقدام به بستن روزنه‌های خود می‌نماید. در بررسی تحمل ارقام کلزا نسبت به تنش خشکی گزارش شده است که تحت تنش خشکی، هدایت روزنه‌ای به‌طور معنی‌داری کاهش می‌یابد و ژنوتیپ‌های با بالاترین توانایی تنظیم اسمزی تحت تنش خشکی، کمترین کاهش را در هدایت روزنه‌ای نشان می‌دهند. به عبارت دیگر ژنوتیپ‌هایی که در برابر خشکی، روزنه‌های خود را کمتر بسته نگه دارند در برابر شرایط نامساعد محیطی به‌خصوص خشکی متحمل‌تر می‌باشند (شکوه‌فر و ابوفتیل‌نژاد، ۲۰۱۳). در آزمایشی روی سه ژنوتیپ نخود مشخص شد که کمبود آب به‌طور معنی‌داری سبب افزایش فتوسنتز خالص، مقاومت روزنه‌ای و تعرق شد. بنابراین، احتمالاً قطع آبیاری و تاخیر در کاشت منجر به افزایش مقاومت روزنه‌ای شده و ژنوتیپ متحمل‌تر مقاومت روزنه‌ای کمتری نشان داده‌اند (کروما، ۲۰۱۰).

با قطع آبیاری بیشترین مقادیر مقاومت روزنه‌ای در سال اول و دوم در شرایط کشت تأخیری مشاهده شد که احتمالاً این موضوع می‌تواند با بالاتر بودن محتوای نسبی آب برگ به واسطه‌ی جذب بیشتر آب از طریق گسترش و توسعه‌ی ریشه در شرایط کم‌آبی مرتبط باشد. جمشیدی زیناب و همکاران (۱۳۹۴) با بررسی اثر تنش خشکی بر تعدادی از ژنوتیپ کلزا گزارش کردند که ژنوتیپی که در شرایط تنش، هدایت روزنه‌ای بالاتری داشت، از عملکرد بالاتری نیز برخوردار بود. در آزمایش دیگری نیز مشخص شد که هدایت روزنه‌ای در ژنوتیپ‌های حساس به خشکی تحت تنش، از ارقام متحمل‌تر بود (جیانگ و هوآنگ، ۲۰۰۱). ینسن و همکاران (۱۹۹۶) اظهار داشتند که تنش خشکی و به‌دنبال آن افزایش دمای کانوپی از طریق اثر بر مقاومت روزنه‌ای و ورود CO_2 به داخل برگ، بر مقدار فتوسنتز اثر می‌گذارد. واریک و همکاران (۲۰۲۰) گزارش کردند که تنش خشکی موجب کاهش میزان کلرفیل a، b و کلروفیل کل در کلزا می‌شود. همچنین تنش خشکی میزان

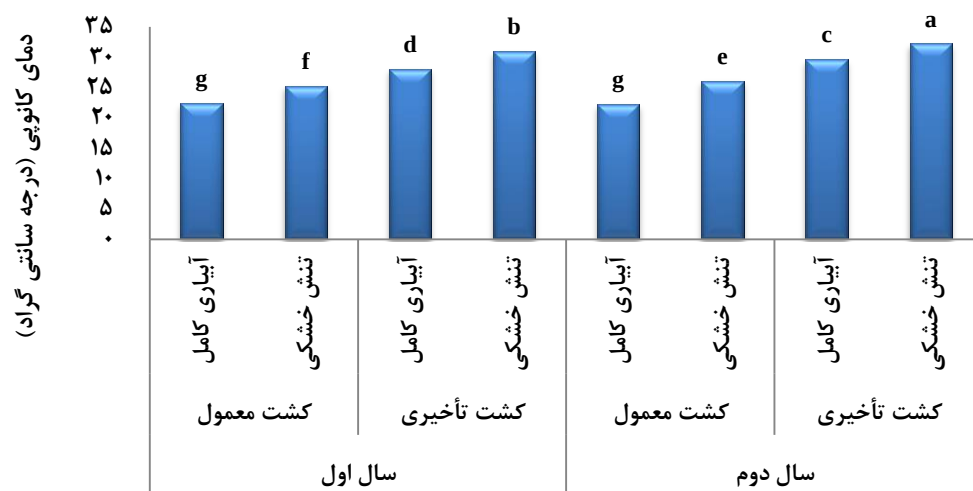
کاروتنوئید و هدایت روزنه‌ای در گیاه کلزا را افزایش می‌دهد. هدایت روزنه‌ای با محتوای نسبی آب برگ همبستگی داشته و کاهش مقدار آن در شرایط کمبود آب، منجر به کاهش هدایت روزنه‌ای و جذب دی اکسید کربن شده و در نهایت سبب افت فتوسنتز می‌گردد (میلیر و همکاران، ۲۰۰۲). همچنین اعمال تنش خشکی به واسطه قطع آبیاری در ژنوتیپ مختلف سبب تقلیل هدایت روزنه‌ای شد. وانگ و همکاران (۲۰۰۵) در بررسی اثر تنش کم‌آبی در مرحله گل‌دهی گیاه کلزا بیان داشتند که هدایت روزنه‌ای در تیمار تنش کم‌آبی به میزان معنی‌داری در مقایسه با شرایط بدون تنش (شاهد) کاهش یافت و این امر را وابسته به مقدار تجمع اسید آبسزیک در شرایط تنش کم‌آبی ذکر کردند.

ژنوتیپ‌هایی با مقادیر بالاتر محتوای نسبی آب برگ و در مقابل مقاومت روزنه‌ای پایین‌تر در صورت بروز تنش در مرحله‌ی خورجین‌دهی، عملکرد دانه‌ی بالاتری را نشان دادند. به نظر می‌رسد که اثرات مهاری و زیان‌بار تنش خشکی توسط کشت نرمال و آبیاری کامل کاهش یافته است. مشخص شده که هدایت روزنه‌ای در ژنوتیپ‌های حساس به خشکی تحت شرایط تنش، از ارقام متحمل کمتر بود (کاسووران، ۲۰۱۱). هدایت روزنه‌ای به وسیله میزان تبخیر تنظیم و توسط سیستم گیاهی و ذخیره آب موجود در خاک کنترل می‌گردد ولی افزایش در ماده خشک گیاه به طور اساسی به وسیله‌ی روزنه‌ها کنترل می‌شود (موجدسی و همکاران، ۲۰۱۱). وانگ و همکاران (۲۰۰۵) در بررسی اثر تنش کم‌آبی در مرحله‌ی گل‌دهی گیاه کلزا بیان داشتند که هدایت روزنه‌ای در تیمار تنش کم‌آبی به میزان معنی‌داری در مقایسه با شرایط بدون تنش (شاهد) کاهش یافت و این امر را وابسته به مقدار تجمع اسید آبسزیک در شرایط تنش کم‌آبی ذکر کردند. چاوز و همکاران (۲۰۰۳) در بررسی چگونگی تطابق گیاهان با تنش کمبود آب از نظر هدایت روزنه‌ای گزارش کردند که گیاه برای اجتناب از تنش و استفاده‌ی بهتر از مقدار آب محدودی که در اختیار دارد، اقدام به بستن روزنه‌های خود می‌کند تا از هدرروی آب جلوگیری شود، بنابراین با شروع دوره‌ی خشکی، تا مدتی گیاه تعرق و هدایت روزنه‌ای خود را در سطح حداکثر نگه می‌-

دارد، ولی با تداوم دوره‌ی خشکی، اقدام به بستن روزنه‌های خود می‌نماید. از آنجا که تداوم باز بودن روزنه به آماس سلول‌های محافظ روزنه، که خود آن‌ها نیز جزئی از بافت برگ می‌باشند، وابسته است، لذا کاهش در میزان محتوی نسبی آب برگ، می‌تواند دلیل دیگر تفاوت هدایت روزنه‌ای و تعرق بین رژیم‌های مختلف رطوبتی باشد. نتیجه تحقیقات نادری‌خرجی و همکاران (۲۰۰۸) نشان داد که وقوع تنش خشکی سبب افزایش مقاومت روزنه‌ای در گیاه کلزا می‌شود و ژنوتیپ مختلف کلزا واکنش متفاوتی از این نظر نشان می‌دهند. اردستانی و راد (۲۰۱۲) و پاسبان اسلام و همکاران (۲۰۰۰) نیز نتایج مشابهی را گزارش کردند. بسته شدن روزنه‌ها و افزایش مقاومت روزنه‌ای یک ساز و کار اجتناب از تنش خشکی است که گیاهان برای جلوگیری از اتلاف آب در شرایط کمبود آب و حفظ بقای خود اتخاذ می‌کنند (وان و همکاران، ۲۰۰۹).

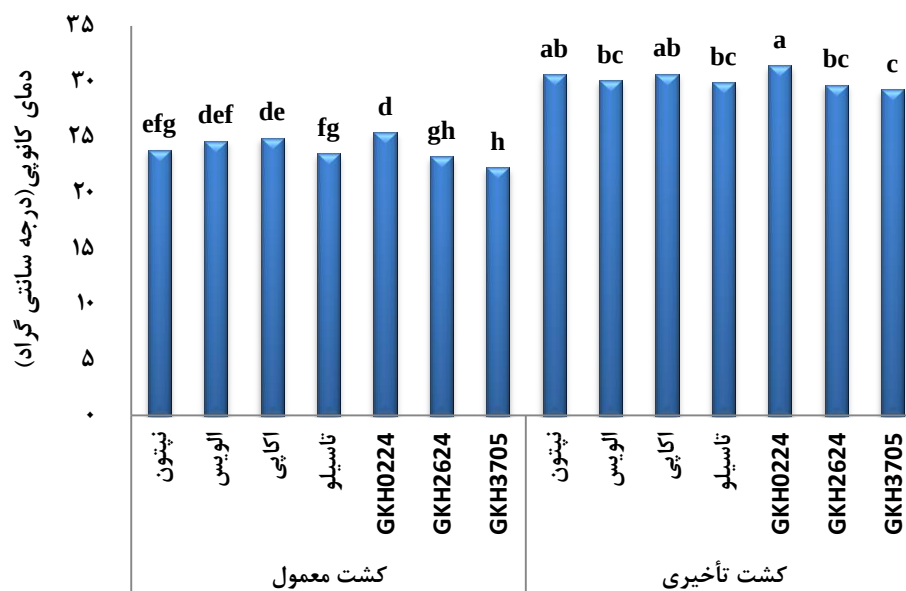
۴-۴-۳- دمای کانوپی

نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که دمای سایه‌انداز گیاهی به طور معنی‌داری تحت تأثیر عوامل سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثر متقابل سال×تاریخ کاشت، تاریخ کاشت×آبیاری در سطح احتمال یک درصد و برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری و تاریخ کاشت×ژنوتیپ در سطح احتمال پنج درصد قرار گرفت (جدول پیوست ۷). بررسی مقایسه میانگین مربوط به اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری نشان داد که دمای سایه‌انداز گیاهی در سال دوم در تاریخ کاشت تأخیری در شرایط تنش خشکی (۳۲/۲۴ درجه سانتی‌گراد) بیشتر از شرایط بدون تنش خشکی و تاریخ کاشت معمول در سال اول بوده است (۲۲/۲۱ درجه سانتی‌گراد) (شکل ۴-۶۸).



شکل ۴-۶۸. اثر متقابل سال × تاریخ کاشت × آبیاری بر دمای کانوپی. حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

مقایسه میانگین مربوط به اثر متقابل تاریخ کاشت × ژنوتیپ نیز نشان داد که ژنوتیپها از نظر دمای سایه انداز گیاهی تفاوت معنی داری با یکدیگر داشته و بیشترین و کمترین دمای سایه انداز گیاهی به ترتیب در ژنوتیپ GKH0224 در تاریخ کاشت تأخیری (۳۱/۴۳ درجه سانتی گراد) و ژنوتیپ GKH3705 در تاریخ کاشت معمول مشاهده شد (۲۲/۲۶ درجه سانتی گراد) (شکل ۴-۶۹). تحقیقات انجام گرفته نشان داده است که دمای سایه انداز گیاهی با تنش خشکی همبستگی دارد به طوری که با کاهش رطوبت خاک، پتانسیل آب خاک و تعرق کاهش می یابد، که بر مبنای بیلان انرژی در سطح برگ، کاهش تعرق منجر به افزایش دمای سایه انداز گیاهی می گردد (چارکووا و همکاران، ۱۹۹۸). پاسبان اسلام و همکاران (۱۳۹۰) با بررسی واکنش فیزیولوژیک کلزای بهاره به تنش خشکی گزارش کردند که وقوع تنش خشکی در مراحل ساقه روی، گل دهی و پر شدن خورجینها سبب افزایش معنی دار دمای سایه انداز گیاهی می شود.



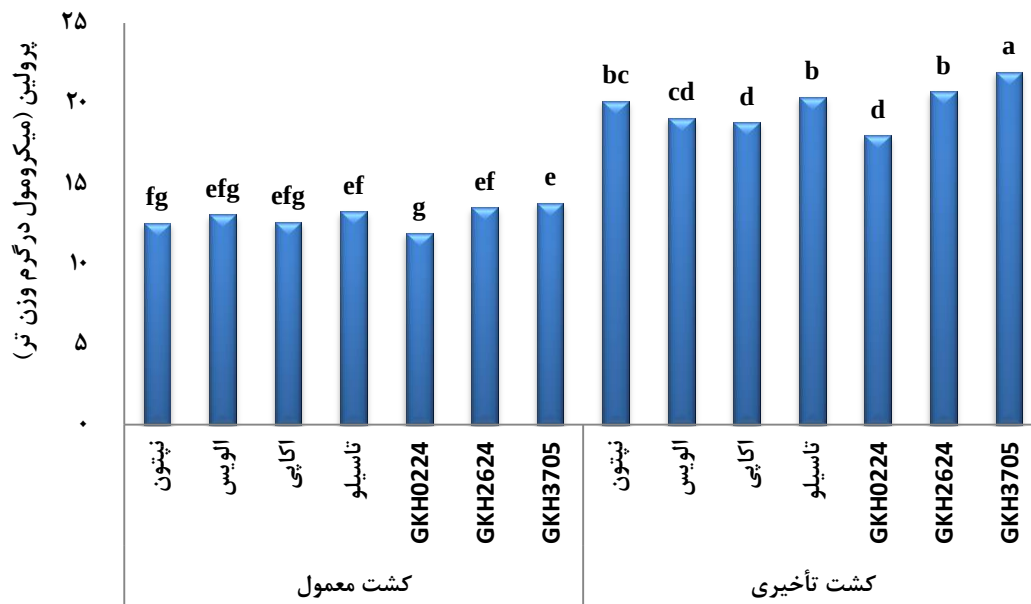
شکل ۴-۶۹. اثر متقابل تاریخ کاشت×ژنوتیپ بر دمای کانوپی.
حروف متفاوت نشان‌دهنده‌ی اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

۴-۵- صفات بیوشیمیایی

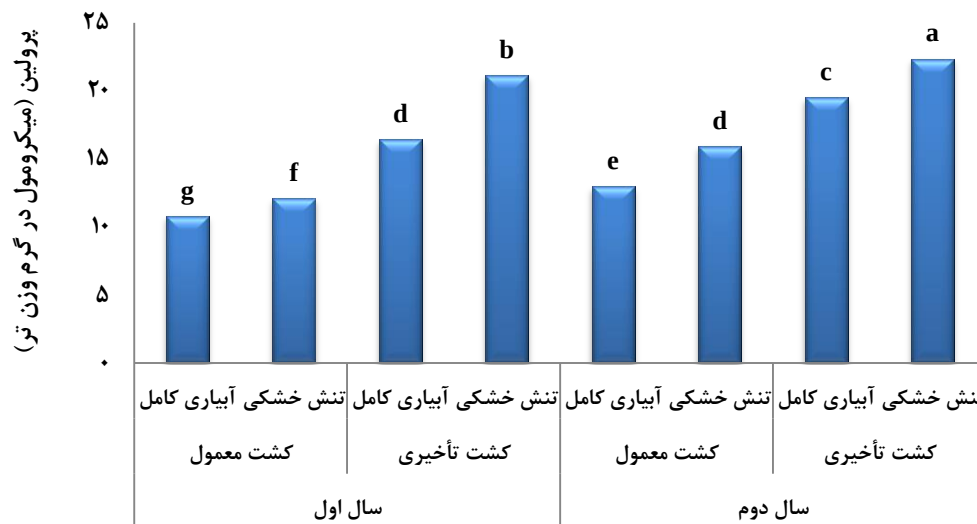
۴-۵-۱- پرولین برگ

با توجه به جدول تجزیه واریانس مرکب داده‌ها، میزان پرولین تحت تأثیر اثرات ساده‌ی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و ترکیب تیماری سال×تاریخ کاشت، تاریخ کاشت×آبیاری، سال×تاریخ کاشت×آبیاری و تاریخ کاشت×ژنوتیپ (در سطح احتمال یک درصد) قرار گرفت (جدول پیوست ۷). با توجه به شکل ۴-۷۰ بیشترین میزان پرولین از ژنوتیپ GKH3705 در تاریخ کاشت تأخیری (۲۱/۹۵ میکرومول در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ GKH0224 در تاریخ کاشت معمول به دست آمد (۱۱/۹۳ میکرومول در گرم وزن تر). نتایج تجزیه واریانس اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری نشان می‌دهد که بیشترین میزان پرولین از تاریخ

کاشت تأخیری سال دوم کشت در شرایط تنش خشکی (۲۲/۳۶ میکرومول در گرم وزن تر) و کمترین مقدار آن از کشت معمول سال اول در شرایط آبیاری کامل به دست آمد (۱۰/۸ میکرومول در گرم وزن تر) (شکل ۴-۷۱).



شکل ۴-۷۰. اثر متقابل تاریخ کاشت × ژنوتیپ بر میزان پرولین برگ. حروف متفاوت نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.



شکل ۴-۷۱. اثر متقابل سال × تاریخ کاشت × آبیاری بر میزان پرولین برگ. حروف متفاوت نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار بین تیمارها می‌باشد.

مولکول‌های پرولین شامل قسمت‌های آب دوست و آب گریز می‌باشند. پرولین محلول، می‌تواند حلالیت پروتئین‌های مختلف را تحت تأثیر قرار داده و جلوی غیرطبیعی شدن آلومین را بگیرد. این خصوصیت پرولین بدان جهت است که رابطه متقابل بین پرولین و سطح پروتئین‌های آب گریز برقرار شده و به علت افزایش سطح کل مولکول‌های پروتئین آب دوست، پایداری آن‌ها افزایش یافته و از تغییر ماهیت آن‌ها جلوگیری می‌کند. به نظر می‌رسد با افزایش شدت تنش کم‌آبی در طول زمان و کاهش شدید پتانسیل اسمزی، گیاه با تجمع اسمولیت‌هایی نظیر پرولین سعی در کاهش اثرات مخرب تنش خشکی بر سلول‌ها دارد، لذا میزان پرولین به شدت افزایش یافته است و متعاقب آن تنظیم اسمزی در سلول‌ها صورت می‌گیرد. توضیح متداول برای افزایش غلظت پرولین این است که پرولین از طریق محافظت از غشاها و پروتئین‌ها زمانی که محتوای نسبی آب برگ کاهش می‌یابد، مزایایی را برای گیاه به وجود می‌آورد. افزایش در غلظت محتوی پرولین یکی از مهم‌ترین مکانیسم‌های تحمل به کم‌آبی در کلزا به شمار می‌رود و گزارش شده است که اعمال تنش اسمزی در سطح ۱/۵- مگاپاسکال سبب افزایش معنی‌دار محتوی پرولین در ریشه و ساقه‌ی ارقام کلزا گردید (امیدی، ۲۰۱۰). نقش اسید آمینه پرولین در پایداری غشاء سلولی به واسطه خاصیت جاروبگری گونه‌های فعال اکسیژن کاملاً روشن می‌باشد (اشرف و فولاد، ۲۰۰۷؛ ویراگن و هرمانس، ۲۰۰۸).

مقایسه میانگین‌ها نشان داد که در شرایط تنش خشکی میزان پرولین افزایش یافت. افزایش میزان پرولین در مطالعات بسیاری تحت تنش خشکی گزارش شده است (قربانلی و همکاران، ۲۰۱۳). بنابراین گیاهانی که تحت تنش خشکی قرار می‌گیرند مقدار زیادی از منابع کربن و نیتروژن خود را صرف سنتز تنظیم کننده‌های اسمزی از قبیل پرولین می‌کنند تا بتوانند فشار تورژسانس سلول‌های خود را حفظ نمایند (آرانجلو و همکاران، ۲۰۱۱). بسیاری از مطالعات نشان داده‌اند که وجود سطوح پرولین بالا در گیاهان متحمل، در تنظیم اسمزی گیاهان نقش دارد. با این حال در بسیاری از موارد، تنظیم اسمزی نتیجه‌ی تجمع پرولین نمی‌باشد، بلکه پرولین

در سایر مکانیسم‌هایی مانند حفاظت از تخریب تنظیم اسمزی نقش دارد. تجمع املاح سازگار حاوی پرولین به عنوان مشارکت در تنظیم اسمزی، حفاظت از مولکول‌های درشت سلولی از تخریب شوری، ذخیره‌ی نیتروژن و زدایش رادیکال‌های آزاد شناخته می‌شوند (چوخامپینگ و همکاران، ۲۰۰۸). با تجمع پرولین به عنوان اسمولیت غیرسمی، پتانسیل اسمزی واکوئل‌ها کاهش می‌یابد و تحمل گیاه را در برابر تنش افزایش می‌دهد. تصور بر این است که پرولین تجمع یافته تحت تنش‌های محیطی، واکنش‌های بیوشیمیایی را محدود نمی‌کند و طی تنش اسمزی نقش یک محافظ اسمزی را ایفا می‌کند. بنابراین، می‌توان بیان کرد که پتانسیل اسمزی پایین در بافت‌ها می‌تواند ناشی از تجمع پرولین باشد (چیچک و چاکیرلار، ۲۰۰۲). به نظر می‌رسد ژنوتیپ GKH3705 هم در شرایط کشت معمول و هم در شرایط کشت تأخیری با سازوکار موثرتری موجب افزایش میزان تجمع پرولین می‌شود و از طریق تنظیم اسمزی، مقاومت خود را در شرایط نرمال و شرایط آب‌وهوایی نامساعد افزایش دهند. طبق نظر وندرسکولو و همکاران (۲۰۰۷) افزایش میزان پرولین در شرایط تنش یکی از معیارهای ایجاد تحمل در گیاه به شمار می‌رود که با نتایج آزمایش ما مطابقت داشت.

۴-۵-۲- میزان کربوهیدرات محلول برگ

یکی دیگر از مکانیسم‌های مقابله با تنش خشکی، تنظیم اسمزی است که با تجمع مواد محلول در سلول‌ها می‌تواند منجر به حفظ تورم سلول‌ها و فرآیندهای وابسته به آن در هنگام تنش آبی شود. بنابراین به دلیل تنش خشکی، میزان گلوکز، گالاکتوز، رامنوز و زایلوز در برگ و ریشه‌ی کلزا افزایش می‌یابد. افزایش قندهای محلول در گندم در شرایط تنش خشکی نیز گزارش شده است (جوهری، ۲۰۱۰). در شرایط تنش خشکی، تنظیم‌کننده‌های اسمزی می‌توانند جذب آب از طریق سلول‌های گیاهی را افزایش دهند (حسن‌پور و نیکنام، ۲۰۱۴). بروجردنیا و همکاران (۱۳۹۵) بیان داشتند که تنش خشکی منجر به افزایش قندهای محلول،

گلوکز و پرولین در لوبیا می‌شود. لخنه و همکاران (۲۰۱۰) گزارش دادند که در اثر تنش خشکی، مولکول‌های آلی با وزن مولکولی کمتر، مانند قندهای محلول، پرولین و پروتئین‌ها به‌عنوان تنظیم‌کننده اسمزی در ریشه و اندام‌های گیاهان عمل می‌کنند. افشار محمدیان و همکاران (۲۰۱۶) اظهار داشتند که تنش خشکی باعث افزایش مقادیر قندهای محلول مانند گلوکز، گالاکتوز، رامنوز و زایلوز و فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در اندام‌های هوایی و ریشه‌ی گیاه پونه می‌شود.

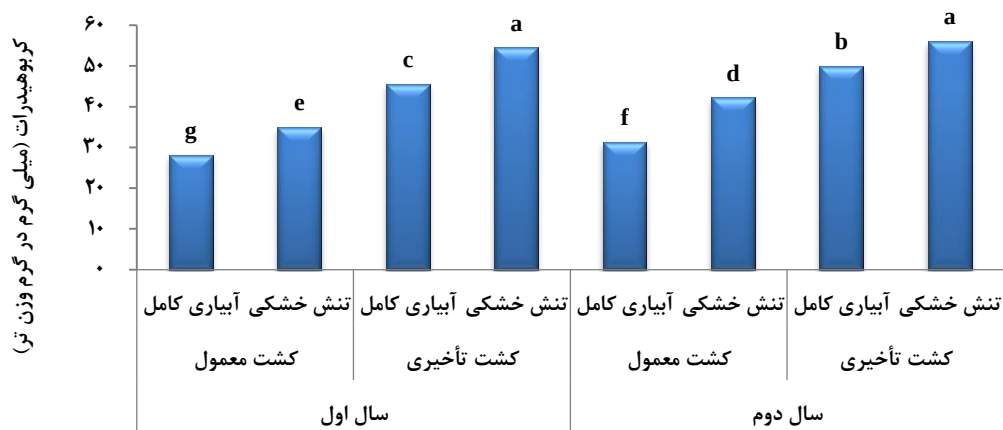
نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر اصلی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثرات متقابل سال×تاریخ کاشت، سال×تاریخ کاشت×آبیاری، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، و سال×آبیاری×ژنوتیپ (در سطح احتمال یک درصد) و تاریخ کاشت×آبیاری، سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در سطح احتمال پنج درصد بر میزان کربوهیدرات‌های محلول برگ معنی‌دار بود (جدول پیوست ۷). مقایسه میانگین مربوط به اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان داد که همه تیمارهای دارای روند افزایشی در میزان کربوهیدرات‌های محلول بودند؛ اما تنها ژنوتیپ GKH0224 در شرایط آبیاری کامل و کشت معمول و ژنوتیپ نپتون، الویس، اکاپی، تاسیلو، GKH2624 و GKH3705 در شرایط کشت معمول و تنش خشکی و ژنوتیپ GKH3705 در شرایط کشت تأخیری و آبیاری کامل بین دو سال دارای روند افزایشی معنی‌دار در میزان کربوهیدرات‌های محلول بودند (جدول ۴-۱۵). به طوری که بیشترین مقدار کربوهیدرات محلول در سال دوم کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی از ژنوتیپ GKH0224 به دست آمد (۵۹/۲۰ میلی گرم در گرم وزن تر) در حالی که کمترین مقدار آن از سال اول کاشت معمول، در شرایط آبیاری کامل از ژنوتیپ GKH3705 حاصل شد (۲۵/۱۰ میلی گرم در گرم وزن تر) (جدول ۴-۱۵). با توجه به شکل ۴-۷۲ در بررسی مقایسه میانگین‌های اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری روند افزایش معنی‌اری در همه‌ی تیمارها مشاهده شد به طوری که بیشترین میزان کربوهیدرات،

جدول ۴-۱۵- مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان کربوهیدرات در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.

کربوهیدرات (میلی گرم در گرم وزن تر)			ترکیب تیماری	
سال دوم	سال اول			
۳۰/۴. ^{yz\}	۲۸. ^{z\}	نپتون	آبیاری کامل	
۳۳/۲. ^{w-z}	۲۹/۱. ^{yz\}	الویس		
۳۴/۰. ^{v-y}	۲۹/۹. ^{yz\}	اکاپی		
۲۹/۷. ^{yz\}	۲۷/۳. [\]	تاسیلو		
۳۶/۹. ^{t-w}	۳۰/۹. ^{xyz\}	GKH0224		
۲۸/۴. ^{yz\}	۲۶/۸. [\]	GKH2624		
۲۶/۹. [\]	۲۵/۱. [\]	GKH3705		
کشت معمول				
۴۲/۲. ^{o-t}	۳۳/۸. ^{wxy}	نپتون	تنش خشکی	
۴۳/۹. ^{m-r}	۳۶/۲. ^{u-x}	الویس		
۴۴/۰. ^{m-r}	۳۷/۴. ^{t-w}	اکاپی		
۴۱/۶. ^{p-u}	۳۳/۱. ^{w-z}	تاسیلو		
۴۵/۰. ^{k-r}	۳۹/۵. ^{r-v}	GKH0224		
۴۰/۷. ^{o-u}	۳۲/۸. ^{w-\}	GKH2624		
۳۷/۶. ^{s-w}	۳۱/۲. ^{x-\}	GKH3705		
۵۱/۱. ^{c-j}	۴۸/۹. ^{f-m}	نپتون	آبیاری کامل	
۴۸/۸. ^{f-m}	۴۵/۵. ^{j-q}	الویس		
۵۰/۳. ^{d-k}	۴۷/۲. ^{i-p}	اکاپی		
۴۸/۲. ^{g-n}	۴۴/۶. ^{l-r}	تاسیلو		
۵۲/۴. ^{b-i}	۴۹/۷. ^{e-l}	GKH0224		
۴۷/۸. ^{h-o}	۴۳/۱. ^{n-s}	GKH2624		
۵۰/۵. ^{d-k}	۴۰/۱. ^{q-u}	GKH3705		
کشت تأخیری				
۵۴/۴. ^{a-f}	۵۶/۹. ^{ab}	نپتون	تنش خشکی	
۵۶/۷. ^{abc}	۵۴/۳. ^{a-f}	الویس		
۵۷/۹. ^{ab}	۵۵/۷. ^{a-d}	اکاپی		
۵۵/۵. ^{a-d}	۵۳/۵. ^{b-g}	تاسیلو		
۵۹/۲. ^a	۵۷/۲. ^{ab}	GKH0224		
۵۴/۹. ^{a-e}	۵۲/۹. ^{b-h}	GKH2624		
۵۳/۲. ^{b-h}	۵۰/۹. ^{d-j}	GKH3705		

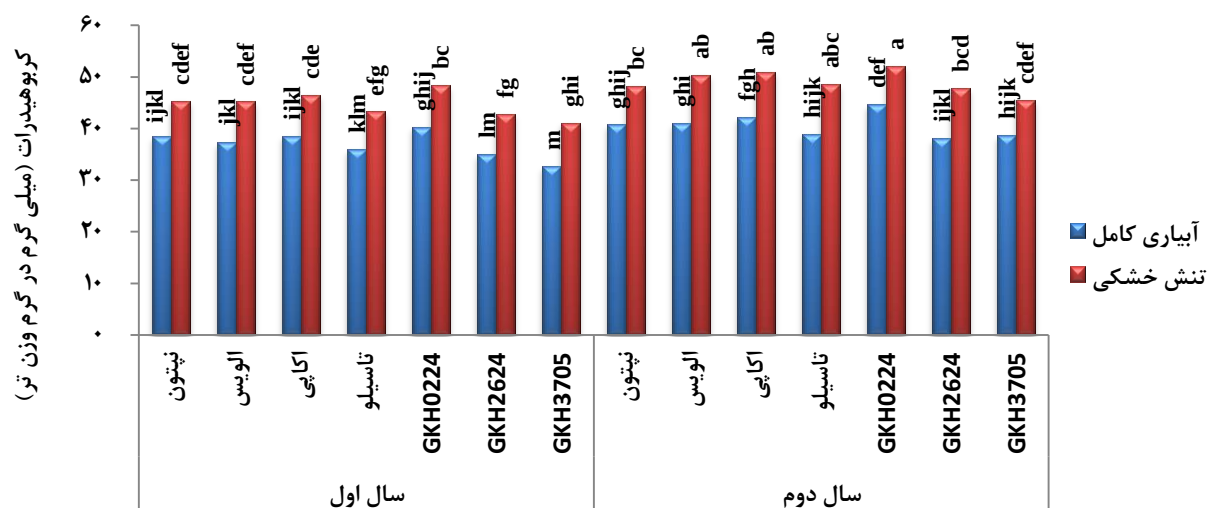
میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

از تاریخ کشت تأخیری سال دوم کشت در شرایط تنش خشکی (۵۵/۹۹ میلی گرم در گرم وزن تر) و کمترین مقدار از سال اول کشت در شرایط آبیاری کامل از کشت معمول به دست آمد (۲۸/۱۶ میلی گرم در گرم وزن تر).



شکل ۴-۷۲- اثر برهم کنش سال×تاریخ کشت×آبیاری بر میزان کربوهیدرات محلول برگ. حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

بررسی مقایسه میانگین برهم کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ نیز نشان می دهد که روند افزایشی معنی داری بین همه ی تیمارهای آزمایش وجود دارد به طوری که بیشترین میزان کربوهیدرات از ژنوتیپ GKH0224 از سال دوم در شرایط تنش خشکی (۵۲/۱۲ میلی گرم در گرم وزن تر) و کمترین از ژنوتیپ GKH3705 در سال اول کشت از تنش خشکی حاصل شد (۳۲/۶۲ میلی گرم در گرم وزن تر) (شکل ۴-۷۳).



شکل ۴-۷۳- اثر برهم کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان کربوهیدرات محلول برگ.
حروف متفاوت نشان دهندهی اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

گو و همکاران (۲۰۱۲) با بررسی تأثیر تنش خشکی بر پارامترهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برگ و ریشه گیاه *Lycium ruthenicum Murr* بیان داشتند که با افزایش سطح استرس میزان پرولین آزاد، قند محلول و مالوندی آلدئید برگ و ریشه افزایش یافته و قند محلول ریشه در کل بالاتر از برگ ها است. حسینی و همکاران (۲۰۱۱) با بررسی تأثیر تنش خشکی در مرحله گل دهی دو ژنوتیپ کلزا گزارش دادند که اختلاف معنی داری بین ارقام و سطح تنش خشکی در میزان پرولین، کربوهیدرات های وجود دارد. آنها همچنین، همبستگی مثبت معنی داری بین وزن خشک شاخساره با درصد نسبی آب، ساکاروز، فعالیت کاتالاز، فعالیت آسکوربات پراکسیداز را گزارش دادند. خودبین و همکاران (۲۰۲۰) بیان نمودند که تنش خشکی باعث کاهش غلظت کاروتنوئیدها، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل های کل می شود. با این حال، گلوکز، گالاکتوز، رامنوز، زایلوس، پرولین، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز، مالوندی آلدئید (در برگ و ریشه) و نسبت کلروفیل a و b را افزایش می دهد.

نتایج به دست آمده با نتایج ارائه شده مبنی بر افزایش پرولین و قندهای محلول در شرایط تنش‌های غیرزیستی مطابقت دارد (کیشور و همکاران، ۱۹۹۵؛ لی و همکاران، ۲۰۰۵). کاهش پتانسیل اسمزی در نتیجه تجمع مواد محلول سازگار صورت می‌گیرد. این تجمع مواد درون سلول نه تنها به عنوان اسمولیت در تسهیل نقل و انتقال آب و نگهداری آن در سلول‌ها نقش دارند، بلکه در حفاظت و پایدار کردن ماکرومولکول‌ها، 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. به طور کلی تنش‌های محیطی به ویژه 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 (ردی و همکاران، ۲۰۰۴؛ شائو و همکاران، ۲۰۰۵). داده‌های حاصل از سنجش مقدار قندهای محلول در جدول ۴-۱۵ نشان می‌دهد که با اعمال تنش خشکی میزان قندهای محلول افزایش می‌یابد و با انجام کشت تأخیری به حداکثر می‌رسد. به طوری که مقدار آن از ۲۵-۳۰ میلی‌گرم بر گرم وزن تر در شرایط آبیاری کامل و کشت معمولی در سال اول به ۵۴-۶۰ میلی‌گرم بر گرم وزن تر در کشت تأخیری با اعمال تنش خشکی در سال دوم در ارقام مختلف افزایش می‌یابد. اعمال توأم تنش خشکی و کشت تأخیری سبب افزایش محتوای قندهای محلول کلزا در تنش خشکی شده است. افزایش محتوای قندهای محلول تحت تنش خشکی احتمالاً به علت افزایش فعالیت آنزیم آمیلاز، هیدرولیز نشاسته به قندهای ساده‌تر و کاهش انتقال قندها از برگ به سایر قسمت‌های گیاه می‌باشد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۰). تحت تنش خشکی قندهای محلول به عنوان عوامل اسمزی و محافظت‌کننده‌ی اسمزی عمل می‌کنند (بوهنرت و همکاران، ۱۹۹۵). قندهای محلول با کاهش پتانسیل اسمزی سلول به تداوم جذب آب و حفظ تورژسانس کمک می‌کنند. نقش محافظت اسمزی قندها در پایداری غشاءها و پروتئین‌ها از طریق تشکیل باندهای هیدروژنی با دنباله‌های قطبی پلی پپتیدها (کراو و همکاران، ۱۹۹۲) و

گروه‌های فسفات فسفولپیدهای غشاء گزارش شده است (استراس و هاسر، ۱۹۸۶) همچنین قندهای محلول در گیاهان می‌توانند فعالیت آنتی‌اکسیدانی داشته باشند (لانگ و همکاران، ۲۰۱۰).

افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول از جمله واکنش‌هایی است که گیاهان در مواجهه با تنش خشکی از خود نشان می‌دهند (بوهنرت و همکاران، ۱۹۹۵). تنش خشکی با تجزیه و کاهش نشاسته در اثر افزایش فعالیت آنزیم آمیلاز باعث افزایش غلظت قندهای محلول می‌شود (آندرسون و کوهرن، ۲۰۰۱). گزارش‌های زیادی از تجمع کربوهیدرات‌ها در حین انواع تنش‌های غیرزنده در غلات و گراس‌های معتدل در مرحله‌ی نمو زایشی وجود دارد (آجیتکوماراند و پنیرسلوام، ۲۰۱۳). نتایج به دست آمده با نتایج ارائه‌شده مبنی بر افزایش قندهای محلول در شرایط تنش‌های غیرزیستی مطابقت دارد (کیشور و همکاران، ۱۹۹۵؛ لی و لی، ۲۰۰۵). تجمع قندهای محلول در سلول در تنظیم اسمزی نقش مهمی دارد و به کاهش پتانسیل آب سلول کمک کرده و در نتیجه آب بیشتری برای حفظ فشار تورژسانس در تنش کم‌آبی در داخل سلول باقی می‌ماند (ساتو و همکاران، ۲۰۰۴). 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 کرده‌اند (پسرکلی، ۱۹۹۹).

تغییر در مقدار قندهای محلول در طی تنش خشکی و تحت تأثیر کشت تأخیری می‌تواند سازوکار عمل کشت تأخیری را در بهبود روابط آبی گیاه کلزا نشان دهد. مطالعه روی شش ژنوتیپ گیاه نخود (*Cicer arietinum L.*) که سازگاری زیادی با شرایط خشکی دارد، نشان داده است که کاهش رطوبت قابل دسترس خاک از صد به ۲۵ درصد موجب افزایش دو برابری در انباشتگی کربوهیدرات‌های محلول در برگ می‌شود (ثمن و همکاران، ۱۳۹۰) که نقش مهم این ترکیبات را در ایجاد مقاومت به کم‌آبی اثبات می‌کند. در بررسی توراکاینن و همکاران (۲۰۰۴)، کشت تأخیری موجب افزایش تشکیل قندهای محلول گردید که احتمالاً علاوه بر تحریک

رشد عمومی و حمایت از رشد طولی ریشه‌ها، به عنوان اسموتیکوم در حفظ تعادل آبی مؤثر بوده است. کاهش نشاسته در برگ‌های تحت تأثیر کشت تأخیری نیز نشان می‌دهد که مسیر متابولیسم کربوهیدرات به سمت قندهای محلول سوق داده شده است که در حفظ تعادل آبی و حمایت از رشد جاری مؤثرتر از نشاسته است. همچنین احتمالاً پتانسیل اسمزی گیاهان در شرایط تیمار تنش خشکی و کشت تأخیری کمتر از سایر ترکیب‌های تیماری بود که نشان دهنده افزایش جذب آب هم تاریخ با افزایش انباشتگی قندهای محلول بوده و این پاسخ با افزایش قابل توجه در طول ریشه و سطح جذب آب ریشه‌ها همراه بوده است. البته تأثیر تنش خشکی در افزایش قندهای محلول و نشاسته در گیاهان گزارش شده است، ولی تأثیر متفاوت کشت تأخیری و تنش خشکی روی قندهای محلول و نشاسته گزارش نشده است. در شرایط تنش خشکی با کاهش مقدار آب قابل دسترس، فتوسنتز کاهش یافته و متعاقب آن تولید ماده‌ی خشک گیاه نیز کاهش می‌یابد. کاهش ساکارز در برگ‌ها در شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد میزان سنتز ساکارز کاهش یافته و توزیع آن نیز دچار اختلال شده است. اگرچه این وقایع به گونه‌ی گیاهی، مدت زمان تنش، مرحله‌ی رشدی اعمال تنش و شدت تنش بستگی دارد (فاروق و همکاران، ۲۰۰۹). علی‌رغم کاهش تثبیت کربن در طی تنش خشکی به علت بسته شدن روزنه‌ها و کاهش بیان ژن‌های مربوط به سیکل کلونین، میزان گلوکز و فروکتوز در برگ‌ها افزایش می‌یابد. در تنش خشکی بیان ژن‌های کدکننده آنزیم‌های (فروکتوز ۱ و ۶ بیس فسفات آلدولاز، فروکتوز بیس فسفاتاز و فسفوگلوکوموتاز) درگیر در تولید گلوکز از تریوز فسفات‌ها کاهش می‌یابد. کاهش بیان این ژن‌ها احتمالاً به علت کاهش مقدار تولید تریوز فسفات‌ها و انتقال آن‌ها از کلروپلاست می‌باشد، در صورتی که بیان ژن‌های مربوط به هیدرولیز ساکارز افزایش می‌یابد که منجر به افزایش گلوکز و فروکتوز و کاهش ساکارز در برگ‌ها می‌گردد (زو و همکاران، ۲۰۰۸). همچنین تجمع گلوکز و فروکتوز در برگ‌های تحت شرایط تنش می‌تواند به کاهش انتقال این هگروزها مربوط باشد. افزایش گلوکز و فروکتوز در طی تنش خشکی با نتایج لیو و همکاران (۲۰۱۰) در برگ‌های سویا مطابقت

دارد. در شرایط تنش افزایش کربوهیدرات‌های محلول در آب باعث حفظ تورژسانس سلول‌های برگ، حفاظت غشای سلولی و بازداری از تخریب پروتئین‌ها می‌شود، همچنین از طریق تأمین انرژی مورد نیاز گیاه از مرگ حتمی آن جلوگیری می‌کند. تجمع کربوهیدرات‌های محلول یک پاسخ سازگاری گیاهان به تنش خشکی است که به عنوان اسمولیت سبب حفظ آماس سلولی برگ‌ها، حفاظت از یکپارچگی غشاء و جلوگیری از دناتوره شدن پروتئین‌ها می‌شود (زو و همکاران، ۲۰۰۸). مطالعات صورت گرفته توسط مرادشاهی و همکاران (۲۰۰۴) نشان داد که با اعمال تنش خشکی، غلظت کربوهیدرات‌های محلول در گیاهچه‌های کلزا افزایش پیدا می‌کند. بالا بودن غلظت کربوهیدرات‌های محلول در تاریخ کاشت ۵ آبان در مقایسه با ۲۰ مهر را می‌توان به تأخیر ایجاد شده در رشد محصول و برخورد آن با هوای گرم و خشک انتهای فصل رشد نسبت داد.

۴-۶- آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

۴-۶-۱- آنزیم سوپراکسید دیسموتاز

نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر اصلی تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و برهم‌کنش سال×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ، آبیاری×ژنوتیپ، سال×آبیاری×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (در سطح احتمال یک درصد) بر فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز معنی‌دار شد (جدول پیوست ۸). بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز نشان داد که این آنزیم در ژنوتیپ‌های GKH0224 و GKH2624 در شرایط کشت معمول و آبیاری کامل بین سال اول و دوم به ترتیب کاهش و افزایش معنی‌داری داشتند (جدول ۴-۱۶). نتایج مقایسه میانگین این برهم‌کنش نشان داد که در شرایط تنش فعالیت این آنزیم افزایش قابل ملاحظه‌ای یافت، فعالیت این آنزیم آنتی‌اکسیدانی به‌طور متوسط از ۱/۶۰ واحد در گرم وزن تر در شرایط غیرتنش (تاریخ کاشت معمول در

شرایط آبیاری کامل) تقریباً با ۳/۵ برابر افزایش، به ۵/۵۰ واحد در گرم وزن تر در شرایط تنش (تاریخ کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی) رسید، یعنی ژنوتیپ GKH2624 در سال دوم کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی بیشترین میزان آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (۵/۵۰ واحد در گرم وزن تر) را نسبت به ژنوتیپ نپتون در سال اول کشت معمول در شرایط آبیاری کامل را داشت (۱/۶۰ واحد در گرم وزن تر) (جدول ۴-۱۶).

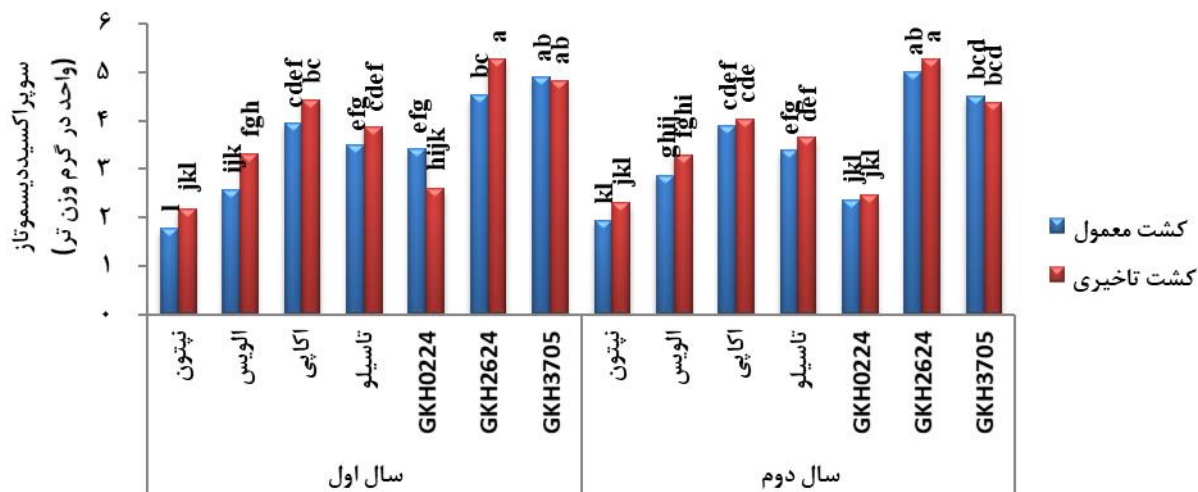
نتایج مقایسه میانگین برهم کنش سال×تاریخ کشت×ژنوتیپ نشان داد که روند مشابهی بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز دیده شد؛ به گونه‌ای که کشت تأخیری در مقایسه با کشت معمول موجب کاهش معنی‌دار ژنوتیپ GKH0224 و افزایش معنی‌دار در ژنوتیپ‌های الویس و GKH2624 در سال اول شد. به طوری که بیشترین میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز از ژنوتیپ GKH2624 در سال اول کشت تأخیری (۵/۲۸ واحد در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون در سال اول کشت معمول (۱/۷۸ واحد در گرم وزن تر) به دست آمد (شکل ۴-۷۴ الف). با توجه به شکل ۴-۷۴ ب بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل سال×آبیاری×ژنوتیپ نشان می‌دهد که ژنوتیپ‌های GKH2624 و اکاپی در سال اول و با اعمال تنش خشکی روند افزایشی معنی‌داری داشتند که بیشترین میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز از ژنوتیپ GKH2624 در سال اول از تنش خشکی (۵/۲۹ واحد در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون در سال اول از آبیاری کامل حاصل شد (۱/۷۶ واحد در گرم وزن تر).

جدول ۴-۱۶- مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.

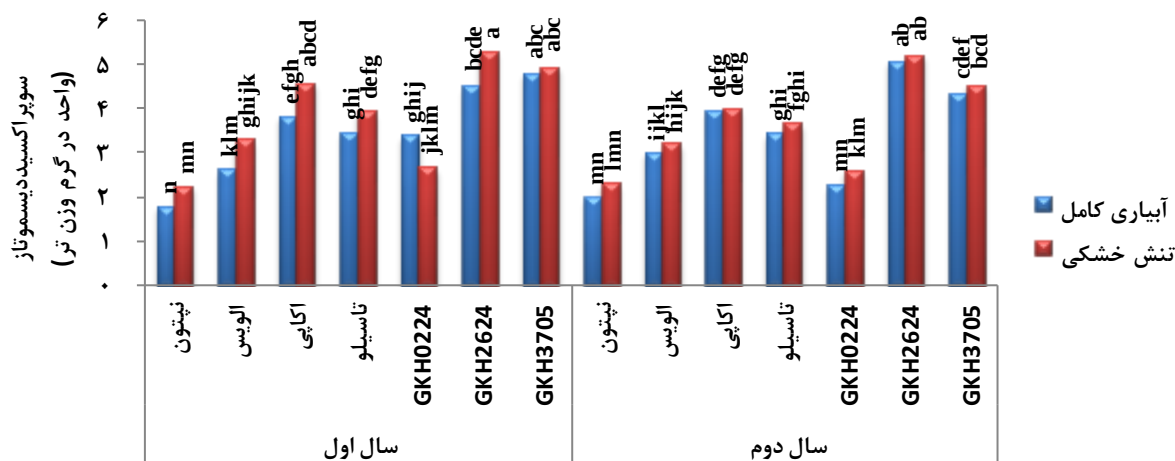
ترکیب تیماری			سوپراکسید دیسموتاز (U.g-1FW)
		سال اول	سال دوم
آبیاری کامل	نپتون	۱/۶۰. ^s	۱/۷۰. ^{rs}
	الویس	۲/۱۰. ^{p-s}	۲/۷۰. ^{m-s}
	اکاپی	۳/۵۰. ^{h-n}	۳/۹۰. ^{e-l}
	تاسیلو	۳/۲۰. ^{j-p}	۳/۳۰. ^{i-o}
	GKH0224	۴/۳۰. ^{b-j}	۲/۰۰. ^{qrs}
	GKH2624	۳/۹۰. ^{e-l}	۵/۱۰. ^{a-d}
	GKH3705	۴/۹۰. ^{a-f}	۴/۵۰. ^{a-h}
تنش خشکی	نپتون	۲/۰۰. ^{qrs}	۲/۲۰. ^{o-s}
	الویس	۳/۰۰. ^{k-q}	۳/۱۰. ^{k-q}
	اکاپی	۴/۴۰. ^{a-i}	۳/۹۰. ^{e-l}
	تاسیلو	۳/۸۰. ^{f-m}	۳/۵۰. ^{h-n}
	GKH0224	۲/۵۰. ^{n-s}	۲/۷۰. ^{m-s}
	GKH2624	۵/۲۰. ^{abc}	۴/۹۰. ^{a-f}
	GKH3705	۴/۹۰. ^{a-f}	۴/۵۰. ^{a-h}
آبیاری کامل	نپتون	۱/۹۰. ^{rs}	۲/۲۰. ^{o-s}
	الویس	۳/۱۰. ^{k-q}	۳/۳۰. ^{i-o}
	اکاپی	۴/۱۰. ^{c-k}	۴/۰۰. ^{d-k}
	تاسیلو	۳/۷۰. ^{g-m}	۳/۵۰. ^{h-n}
	GKH0224	۲/۴۰. ^{n-s}	۲/۵۰. ^{n-s}
	GKH2624	۵/۲۰. ^{abc}	۵/۰۰. ^{a-e}
	GKH3705	۴/۷۰. ^{a-g}	۴/۲۰. ^{c-k}
تنش خشکی	نپتون	۲/۵۰. ^{n-s}	۲/۴۰. ^{n-s}
	الویس	۳/۵۰. ^{h-n}	۳/۳۰. ^{i-o}
	اکاپی	۴/۸۰. ^{a-g}	۴/۱۰. ^{c-k}
	تاسیلو	۴/۰۰. ^{d-k}	۳/۸۰. ^{f-m}
	GKH0224	۲/۸۰. ^{l-r}	۲/۴۰. ^{n-s}
	GKH2624	۵/۴۰. ^{ab}	۵/۵۰. ^a
	GKH3705	۵/۰۰. ^{a-e}	۴/۶۰. ^{a-h}

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.

الف



ب.



شکل ۴-۷۴- اثر برهم کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب) بر

میزان فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز.

حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در برگ و ریشه‌ی گیاه کلزا تحت تنش خشکی، نشان دهنده‌ی نقش مهم آن‌ها در دفاع آنتی‌اکسیدانی و نوعی سازگاری با شرایط تنش است که با نتایج حجتی و همکاران (۲۰۱۱) در گیاه گلرنگ تحت تنش خشکی و فرهنگی‌آبریز و همکاران (۲۰۱۸) در گیاه سویا تحت تنش شوری مطابقت دارد. ژو و همکاران (۲۰۲۰) بیان نمودند که فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز به عنوان اولین دفاع مقدماتی در برابر آسیب اکسیداتیو با افزایش تنش خشکی در هر چهار ژنوتیپ کاساوا افزایش می‌یابد. میرزائی و همکاران (۲۰۱۳) با بررسی تأثیر تنش خشکی بر پراکسیداسیون لیپیدها و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در دو ژنوتیپ کلزا بیان نمودند که تنش خشکی باعث افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز، پراکسیداز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز شاخساره و ریشه ژنوتیپ مورد مطالعه شد. لطفی و همکاران (۲۰۱۵) گزارش کردند که فعالیت آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان با افزایش تنش آبی افزایش می‌یابد. همچنین بیان کردند که مالوندی‌آلدهید تحت تنش شدید آبی افزایش می‌یابد. سیدابراهیمی و همکاران (۲۰۱۶) گزارش دادند که تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار وزن شاخساره در ارقام کلزا شد. همچنین بیان نمودند که شدت پاسخ و فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در ژنوتیپ مقاوم بیشتر از ارقام حساس می‌باشد. گو و همکاران (۲۰۱۸) با بررسی تأثیر تنش خشکی بر پارامترهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برگ و ریشه گیاه *Lycium ruthenicum Murr* بیان داشتند که با افزایش سطح استرس میزان پرولین آزاد، قند محلول و مالوندی‌آلدهید برگ و ریشه افزایش یافته و قند محلول ریشه در کل بالاتر از برگ‌ها است. همچنین بیان داشتند که در اثر تنش خشکی، فعالیت SOD، POD و CAT در برگ افزایش یافته و سپس کاهش می‌یابد، اما با افزایش سطح تنش خشکی ریشه‌ها افزایش می‌یابد. در اثر خشکسالی، میزان تجمع اسموتیک‌ها در برگ‌ها نسبت به ریشه بالاتر است، در حالی که افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در ریشه‌های تنش‌زا بیشتر از برگ‌ها ادامه دارد. احمدی‌زاده و همکاران (۲۰۱۱) گزارش کردند که تنش خشکی سبب افزایش میزان فعالیت این آنزیم شد. تنش

خشکی در ارقام مختلف گندم نان سرعت فعالیت این آنزیم را افزایش داده است. این موضوع نشان می‌دهد که گیاهان برای مقابله با خشکی و از بین بردن گونه‌های اکسیژن فعال و مبارزه با تنش اکسیداتیو ایجاد شده، سرعت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت خود را افزایش می‌دهند. آسادا (۲۰۰۰) بیان نمود که با کاهش سرعت فعالیت سوپراکسیددیسموتاز گونه‌های اکسیژن فعال در سلول تجمع می‌یابند، این تجمع منجر به کاهش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز می‌گردد. خیاط‌نژاد و همکاران (۲۰۱۱) نیز در همین ارتباط گزارش نمودند که افزایش سرعت فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز در ارقام مقاوم به تنش بیشتر از ارقام حساس می‌باشد. در برخی ژنوتیپ‌ها احتمالاً با گذشت زمان و افزایش سن گیاه سرعت فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز کاهش پیدا کرده است. در همین راستا لئو و هوانگ (۲۰۰۰) گزارش کردند که با گذشت زمان از فعالیت این آنزیم در گیاه کاسته می‌شود. به نظر می‌رسد که کاهش فعالیت ویژه این آنزیم در گیاه کلزا تحت تیمار تنش خشکی به دلیل افزایش شدت تنش نبوده و بلکه ناشی از افزایش سن گیاه می‌باشد. امینی و همکاران (۱۳۸۷) و اسفندیاری و وحدتی‌راد (۱۳۹۱) گزارش کردند که با افزایش سن برگ توان دفاعی سلول کاهش یافته و میزان تولید اکسیدان‌ها بیش از جمع‌آوری آن‌ها است. بنابراین در اواخر رشد توانایی محافظتی سلول در مقابل رادیکال‌های اکسیژن فعال کاهش می‌یابد و سلول دچار تنش اکسیداتیو می‌شود. در چنین شرایطی فعالیت‌های طبیعی سلول و به دنبال آن ماکرومولکول‌های سلول از جمله پروتئین‌ها از بین می‌روند (ویدنیزکی و همکاران، ۲۰۰۴).

در شرایط تنش خشکی، گونه‌های فعال اکسیژن به عنوان سیگنال‌های تنش عمل می‌کنند اما تولید بیشتر آن‌ها سبب تنش اکسیداتیو در گیاه شده که در نتیجه‌ی آن رنگیزه‌های فتوسنتزی، لیپیدهای غشایی، پروتئین‌ها و نوکلئیک اسیدها دچار آسیب می‌شوند (یوردانو و همکاران، ۲۰۰۰). در این شرایط تولید آنتی‌اکسیدان‌هایی نظیر سوپراکسیددیسموتاز، آسکوربات‌پراکسیداز و گلوتاتیون‌ردوکتاز سبب کاهش گونه‌های فعال اکسیژن و اثرات مخرب آن‌ها در گیاه می‌شود (میتلر، ۲۰۰۲). به طور کلی، با افزایش تنش خشکی، فعالیت

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز افزایش یافت. افزایش رادیکال‌های آزاد مثل سوپراکسید، نتیجه مواجهه‌ی گیاه با تنش‌های محیطی مانند خشکی است. در این راستا، واکنش بعدی گیاه، سنتز و فعالیت بیشتر آنزیم سوپراکسید-دیسموتاز در جهت خنثی‌سازی هرچه بیشتر آنیون مخرب سوپراکسید می‌باشد. نتایج تحقیقات موید این است که همبستگی مثبت و بسیار بالایی بین تحمل به تنش‌های اکسیداتیو، که به دلیل تنش‌های محیطی ایجاد می‌شود، و افزایش غلظت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان وجود دارد (سایرام و ساکسنا، ۲۰۰۰). در این ارتباط بررسی‌ها نشان داده است که در تنش‌های شدید، غلظت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان تا دو برابر افزایش یافته است که نتیجه‌ی آن، مقاومت بیشتر گیاه به تنش‌های اکسیداتیو می‌باشد (گامبل و بورکه، ۱۹۸۴). بنابراین، مکانیسم‌هایی در گیاه که باعث کاهش تنش اکسیداتیو می‌شوند، می‌توانند نقش مهمی در سازگاری گیاه به محیط‌های دارای تنش ایفا نمایند (سایرام و ساکسنا، ۲۰۰۰). تحقیقات انجام شده نشان داده است که وقوع تنش خشکی در گیاه کلزا سبب افزایش معنی‌دار آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز می‌شود (عابدی و پاک نیت، ۲۰۱۰؛ محمدی و همکاران، ۲۰۱۵). شائو و همکاران (۲۰۰۵) گزارش کردند که تنش خشکی در ارقام مختلف گندم سبب افزایش بیشتر سوپراکسید دیسموتاز نسبت به سایر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی می‌شود که نقش این آنزیم در حذف رادیکال‌های آزاد اکسیژن، نسبت به دو آنزیم کاتالاز و پراکسیداز را دلیل این افزایش بیشتر دانستند. رادی و همکاران (۲۰۱۲) نیز در پژوهشی که بر روی بهبود افزایش عملکرد جو تحت شرایط تنش کمبود آب انجام دادند، گزارش کردند که با اعمال تنش خشکی فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز افزایش معنی‌داری از خود نشان می‌دهند که با نتایج به دست آمده در پژوهش حاضر، مطابقت دارد.

۴-۶-۲- آنزیم آسکوربات پراکسیداز

میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز از اثرات اصلی سال، تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثرات متقابل سال×تاریخ کاشت، سال×آبیاری، تاریخ کاشت×آبیاری، سال×تاریخ کاشت×آبیاری، سال×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ، آبیاری×ژنوتیپ، سال×آبیاری×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (در سطح احتمال یک درصد) تأثیر پذیرفت (جدول پیوست ۸).

بررسی مقایسه میانگین برهم کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در جدول ۴-۱۷ نشان می‌دهد که تاریخ کشت معمول بین سال‌های اول و دوم، باعث کاهش معنی‌دار فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ژنوتیپ GKH0224 در شرایط آبیاری کامل و ژنوتیپ اکاپی در شرایط تنش خشکی شد. همچنین تاریخ کشت معمول بین سال‌های اول و دوم کشت نیز باعث افزایش معنی‌داری آسکوربات پراکسیداز در ژنوتیپ GKH2624 در شرایط آبیاری کامل گردید. به طوری که بیشترین میزان فعالیت این آنزیم از ژنوتیپ GKH2624 در سال اول کشت تأخیری از تنش خشکی (۳/۴۰ واحد در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون از سال دوم کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل (۰/۶۰ واحد در گرم وزن تر) به دست آمد (جدول ۴-۱۷). بررسی نتایج نشان داد، هنگامی که گیاهان تحت شرایط تنش قرار گرفتند، شرایط نرمال آزمایش تأثیری بر فعالیت آنزیم آسکوربات-پراکسیداز نداشت، ولی در شرایط تنش اثرات چشمگیری بر فعالیت آنزیم گذاشتند. به صورت کلی تنش خشکی و تاریخ کاشت تأخیری در سال اول کاشت سبب افزایش ۵/۸ برابری در فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز شد. مقایسه میانگین مربوط برهم کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ نشان داد که کشت تأخیری به ترتیب باعث کاهش و افزایش معنی‌دار میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ژنوتیپ‌های GKH0224 و GKH2624 در سال اول شد. به طوری که بیشترین میزان فعالیت این آنزیم در شرایط کشت تأخیری از ژنوتیپ GKH2624 (۳/۳۱ واحد در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون در شرایط کشت معمول به دست آمد (۰/۷۲ واحد در گرم وزن

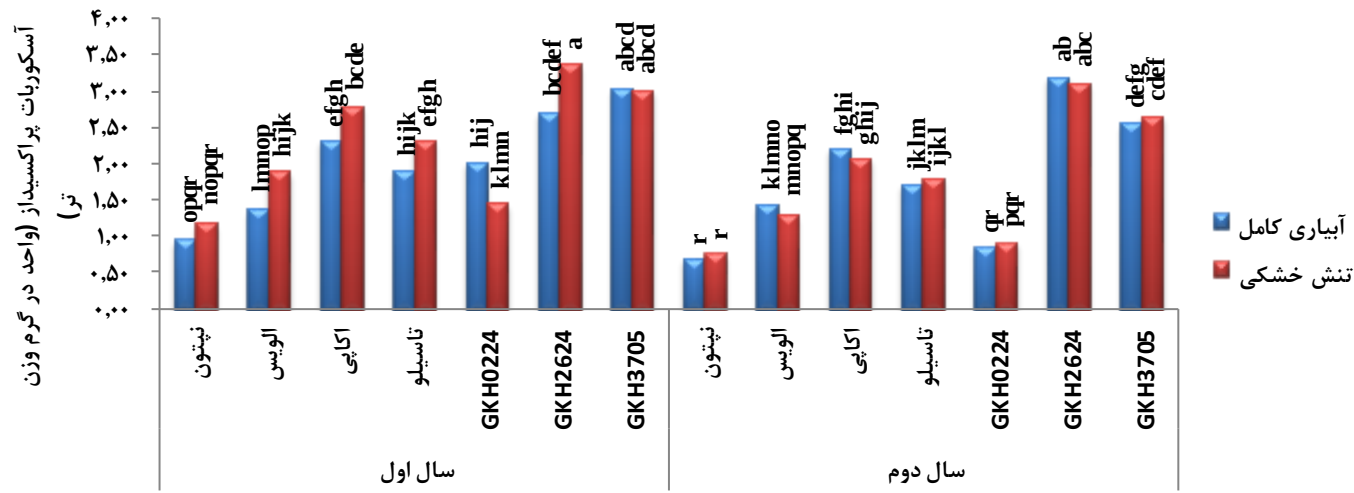
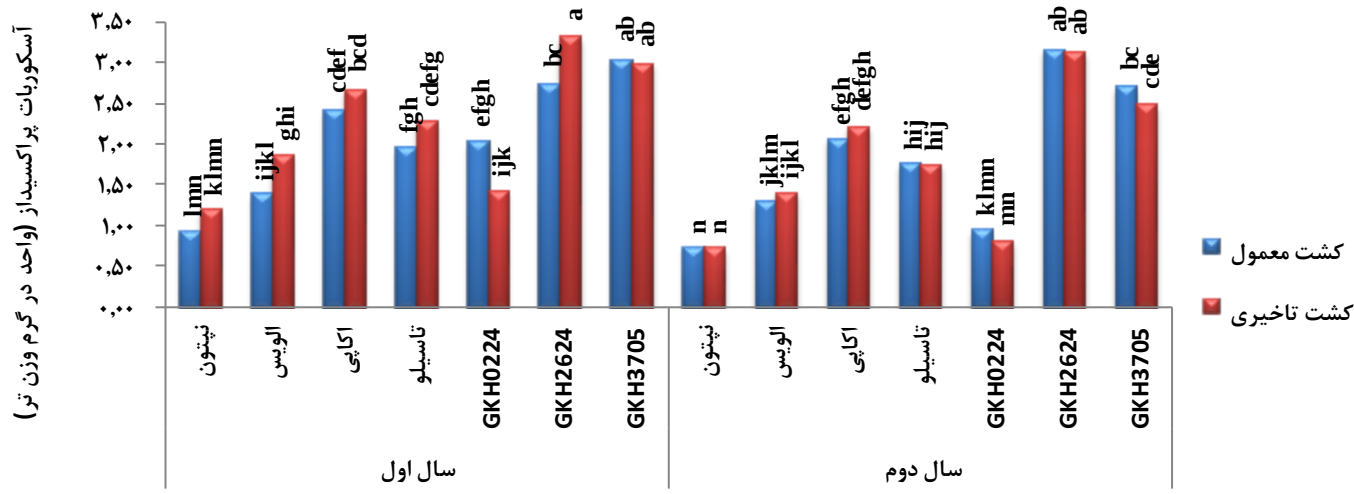
(تر) (شکل ۴-۷۵-الف). با توجه به شکل ۴-۷۵-ب که بررسی اثر متقابل سال×آبیاری×ژنوتیپ را نشان می‌دهد، در سال اول تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ژنوتیپ‌های الویس و GKH2624 و باعث کاهش فعالیت این آنزیم در ژنوتیپ GKH0224 گردید، طوری که بیشترین مقدار این آنزیم از ژنوتیپ GKH2624 در تنش خشکی سال اول ($3/36$ واحد در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نیتون در سال دوم از آبیاری کامل به دست آمد ($0/69$ واحد در گرم وزن تر). بررسی برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان می‌دهد که کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل باعث کاهش معنی‌دار فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ژنوتیپ GKH0224 گردید، به طوری که بیشترین میزان فعالیت این آنزیم از ژنوتیپ GKH2624 در کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی ($3/35$ واحد در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نیتون در کشت معمول از آبیاری کامل حاصل شد ($0/8$ واحد در گرم وزن تر) (شکل ۴-۷۵-ج). بررسی‌های مربوط به اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری در شکل ۴-۷۵-د نشان می‌دهد که افزایش معنی‌داری در میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز بین آبیاری کامل و تنش خشکی در شرایط کشت تأخیری در سال اول و سال دوم و همچنین کشت معمول در سال اول مشاهده شد در این بررسی نیز کاهش معنی‌داری در فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در کشت معمول در سال دوم بین آبیاری کامل و تنش خشکی مشاهده شد، به طوری که بیشترین میزان فعالیت این آنزیم از سال اول کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی ($2/37$ واحد در گرم وزن تر) و کمترین مقدار آن از سال دوم کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل ($1/67$ واحد در گرم وزن تر) به دست آمد. در ژنوتیپ GKH0224 احتمالاً فعالیت سوپراکسید دیسموتاز عامل محدود کننده‌ای به شمار می‌آید. فعالیت کم آنزیم سوپراکسید دیسموتاز کارایی واکنش مهلر را در کلروپلاست کاهش خواهد داد. کاهش کارایی این چرخه سبب افزایش شدت صدمات به بیومولکول‌های حیاتی می‌گردد که آسیب به غشاها یکی از مهمترین آنهاست. به علاوه تجمع رادیکال سوپراکسید، فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیدازها را کاهش می‌دهد (آسادا،

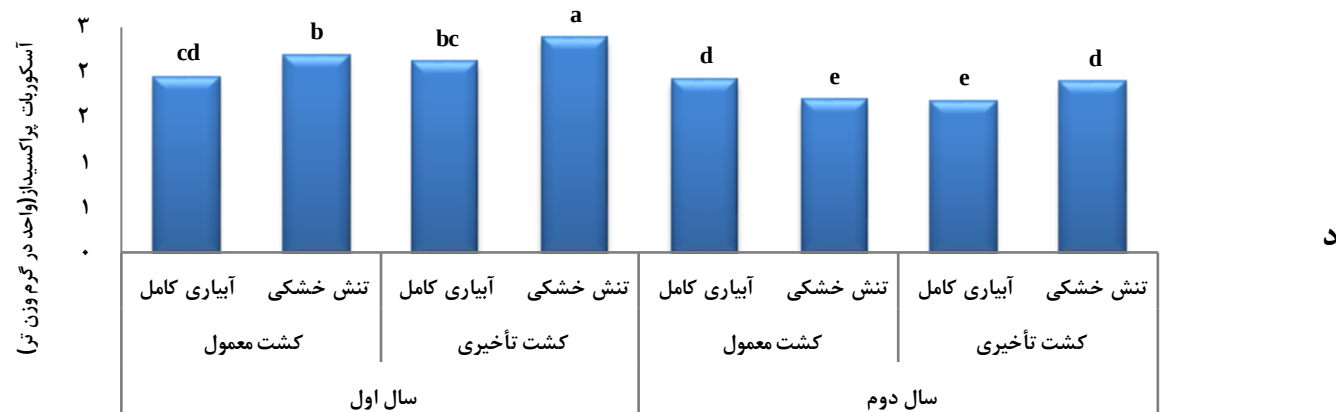
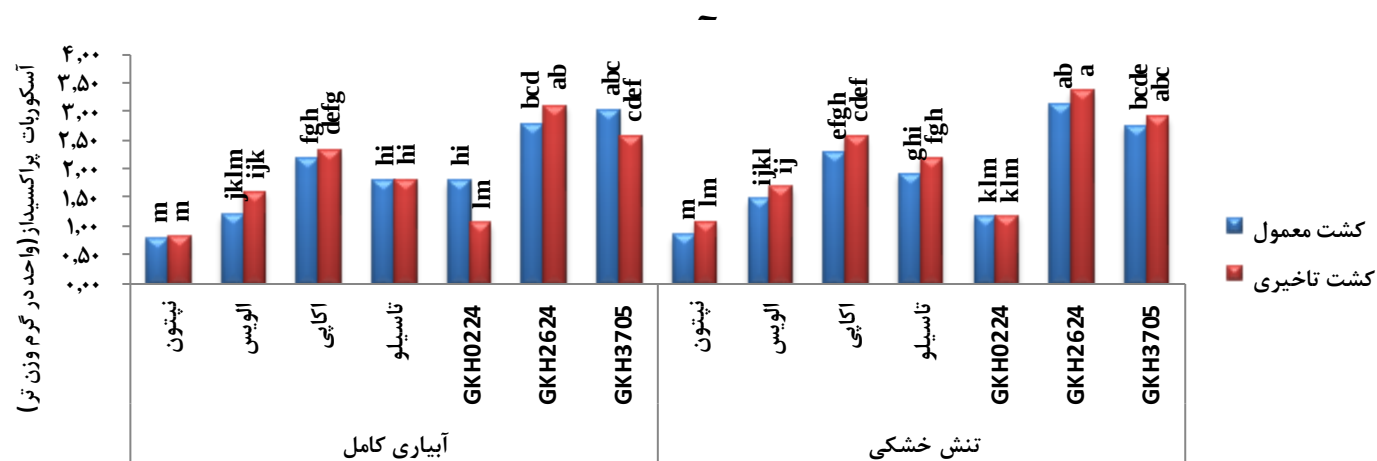
۲۰۰۰). این آنزیم‌ها نقش ویژه‌ای در جمع‌آوری پراکسیدهایروژن موجود در سلول دارند. کاهش فعالیت سوپراکسیددیسموتاز و احتمالاً عدم افزایش حجم خزانه‌ی آنتی‌اکسیدان‌ها ممکن است عامل کاهش فعالیت آنزیم اسکوربات‌پراکسیداز در ژنوتیپ GKH0224 باشد.

جدول ۴-۱۷- مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.

آسکوربات پراکسیداز (U.g-1FW)			ترکیب تیماری	
سال دوم	سال اول			
۰/۸. ^{qrs}	۰/۸. ^{qrs}	نپتون	آبیاری کامل	کشت معمول
۱/۴. ^{l-r}	۱/۰. ^{o-s}	الویس		
۲/۳. ^{d-j}	۲/۱. ^{f-l}	اکاپی		
۱/۸. ⁱ⁻ⁿ	۱/۷. ^{j-o}	تاسیلو		
۰/۹. ^{p-s}	۲/۷. ^{a-g}	GKH0224		
۳/۳. ^{ab}	۲/۲. ^{e-k}	GKH2624		
۲/۸. ^{a-f}	۳/۲. ^{abc}	GKH3705		
۰/۷. ^{rs}	۱/۰. ^{o-s}	نپتون	تنش خشکی	
۱/۲. ^{n-s}	۱/۸. ⁱ⁻ⁿ	الویس		
۱/۸. ⁱ⁻ⁿ	۲/۷. ^{a-g}	اکاپی		
۱/۷. ^{j-o}	۲/۲. ^{e-k}	تاسیلو		
۱/۰. ^{o-s}	۱/۴. ^{l-r}	GKH0224		
۲/۹. ^{a-e}	۳/۳. ^{ab}	GKH2624		
۲/۶. ^{b-h}	۲/۹. ^{a-e}	GKH3705		
۰/۶. ^s	۱/۰. ^{o-s}	نپتون	آبیاری کامل	کشت تأخیری
۱/۴. ^{l-r}	۱/۸. ⁱ⁻ⁿ	الویس		
۲/۱. ^{f-l}	۲/۵. ^{c-i}	اکاپی		
۱/۶. ^{j-p}	۲/۱. ^{f-l}	تاسیلو		
۰/۸. ^{qrs}	۱/۳. ^{m-s}	GKH0224		
۳/۰. ^{a-d}	۳/۲. ^{abc}	GKH2624		
۲/۳. ^{d-j}	۲/۸. ^{a-f}	GKH3705		
۰/۸. ^{qrs}	۱/۳. ^{m-s}	نپتون	تنش خشکی	
۱/۴. ^{l-r}	۲/۰. ^{g-m}	الویس		
۲/۳. ^{d-j}	۲/۸. ^{a-f}	اکاپی		
۱/۹. ^{h-n}	۲/۵. ^{c-i}	تاسیلو		
۰/۸. ^{qrs}	۱/۵. ^{k-q}	GKH0224		
۳/۳. ^{ab}	۳/۴. ^a	GKH2624		
۲/۷. ^{a-g}	۳/۱. ^{abc}	GKH3705		

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.





شکل ۴-۷۵- اثر برهم کنش سال × تاریخ کاشت × ژنوتیپ (الف) برهم کنش سال × آبیاری × ژنوتیپ (ب) برهم کنش تاریخ کاشت × آبیاری × ژنوتیپ (ج) و برهم کنش سال × تاریخ کاشت × آبیاری (د) بر میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز. حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

ژو و همکاران (۲۰۲۰) گزارش کردند که فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در برخی از ژنوتیپ‌های کاساوا در اثر تنش خشکی افزایش یافته در حالی که در برخی از ژنوتیپ‌ها تنش خشکی باعث تغییر در فعالیت این آنزیم نگردیده است. آن‌ها اظهار داشتند که روند متغیر فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز تحت تنش خشکی عمدتاً به ژنوتیپ‌های کاساوا بستگی دارد. خزایی و همکاران (۲۰۲۰) گزارش نمودند که تنش خشکی باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های پلی‌فنل اکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در برگ‌های فلفل دلمه‌ای می‌شود. حسینی و همکاران (۲۰۱۵) با بررسی تأثیر تنش خشکی در مرحله گل‌دهی دو ژنوتیپ کلزا گزارش دادند که اختلاف معنی‌داری بین ارقام و سطح تنش خشکی در میزان پرولین، کربوهیدرات‌های وجود دارد. همچنین، همبستگی مثبت معنی‌داری بین وزن خشک شاخساره با درصد نسبی آب، ساکاروز، فعالیت کاتالاز، فعالیت آسکوربات پراکسیداز را گزارش دادند.

بررسی‌ها، مؤید این است که گونه‌های سازگار به محیط‌های خشک در شرایط بروز تنش خشکی، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان خود را مانند پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز، در جهت خنثی سازی رادیکال-های آزاد تولید شده، افزایش می‌دهند. آسکوربات پراکسیداز یکی از آنزیم‌های آنتی اکسیدانی مهم در حذف و پاکسازی رادیکال سمی H_2O_2 می‌باشد و به علت حضور در اکثر اندامک‌های سلولی و همچنین تمایل زیادی که نسبت به H_2O_2 دارد، رادیکال‌هایی را که برای CAT قابل دسترس نمی‌باشد را حذف و پاکسازی می‌کند. آسکوربات پراکسیداز، از آسکوربات به عنوان دهنده‌ی الکترون به منظور احیای H_2O_2 استفاده می‌کند (آلیاری و همکاران، ۲۰۰۰). نتایج تحقیقات نشان داده است افزایش بیان ژن کد کننده‌ی آسکوربات پراکسیداز در گیاهان باعث افزایش مقاومت گیاه در مقابل تنش اکسیداتیو می‌شود (بور و همکاران، ۲۰۰۳). لی و همکاران (۲۰۰۱) با مطالعه‌ی تأثیر شوری بر فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی در برنج افزایش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز را با افزایش شدت شوری گزارش کردند. خسروی‌نژاد و همکاران (۲۰۰۸) در مطالعه‌ی خود بر روی جو افزایش ۴۰۰

درصدی در میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز را تحت شوری ۴۰۰ میلی‌مولار گزارش کردند. نتو و همکاران (۲۰۰۵) نیز گزارش کردند که شوری میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز را در ذرت افزایش می‌دهد و میزان افزایش بسته به غلظت نمک و مدت زمان تنش متفاوت می‌باشد.

۴-۶-۳- آنزیم گلوکاتایون رداکتاز

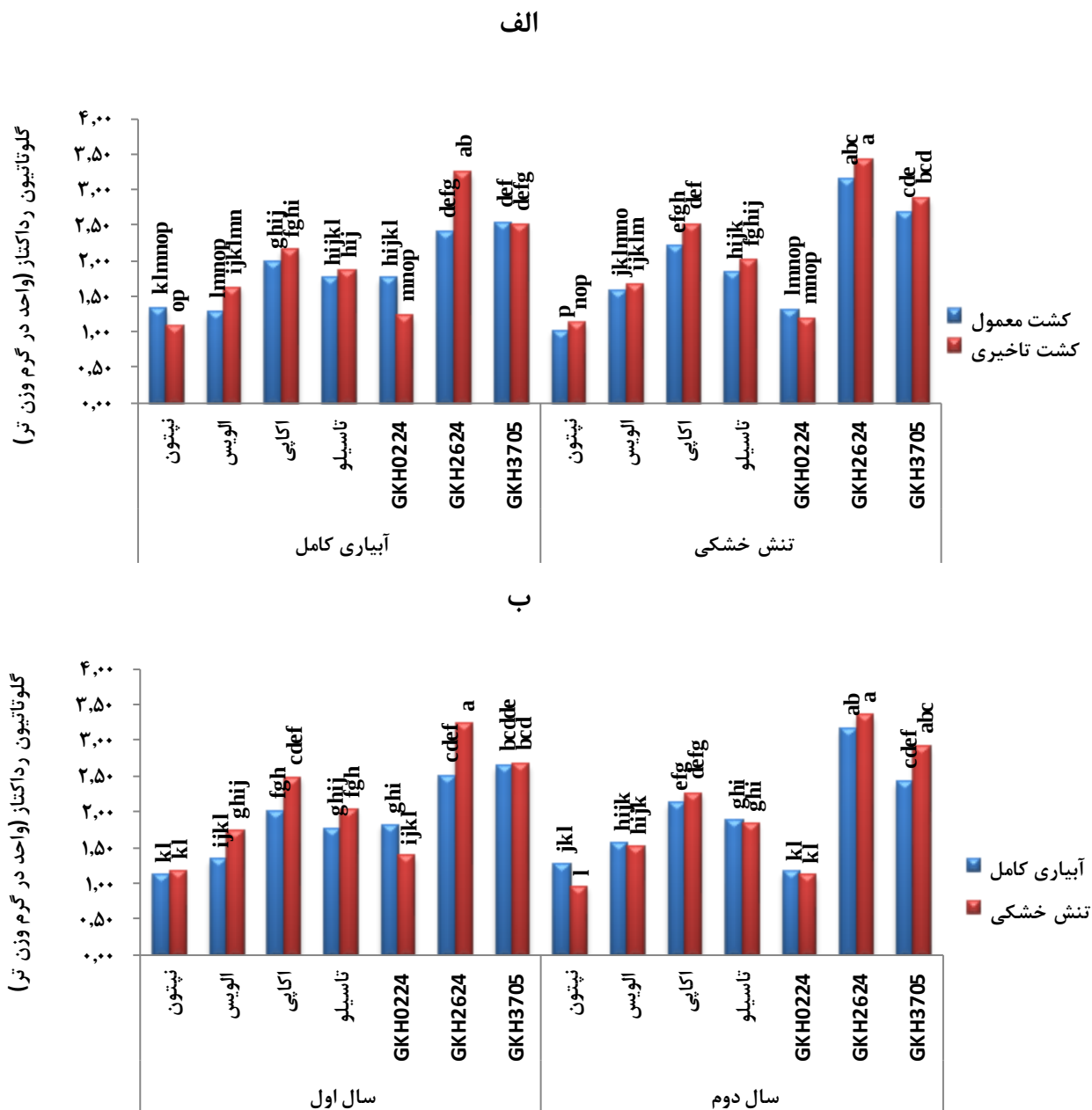
نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اثر اصلی تاریخ کاشت، آبیاری و ژنوتیپ و اثرات متقابل سال×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، آبیاری×ژنوتیپ، سال×آبیاری×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (در سطح احتمال یک درصد) و برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت و سال×آبیاری (در سطح احتمال پنج درصد) بر میزان فعالیت آنزیم گلوکاتایون رداکتاز معنی‌دار شد (جدول پیوست ۸). بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان می‌دهد که کشت معمول در شرایط آبیاری کامل بین سال‌های اول و دوم کاشت به ترتیب باعث کاهش و افزایش معنی‌دار آنزیم گلوکاتایون رداکتاز در ژنوتیپ‌های GKH0224 و GKH2624 شد، به طوری که بیشترین میزان فعالیت این آنزیم از ژنوتیپ GKH2624 در سال دوم کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی (۳/۵۰ واحد در گرم وزن تر) و کمترین مقدار آن از ژنوتیپ نپتون در سال دوم کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل مشاهده شد (۰/۹ واحد در گرم وزن تر) (جدول ۴-۱۸). بررسی مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در شکل ۴-۷۶-الف نشان می‌دهد که کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل به ترتیب باعث کاهش و افزایش معنی‌دار گلوکاتایون رداکتاز در ژنوتیپ‌های GKH0224 و GKH2624 شد، به طوری که بیشترین میزان فعالیت این آنزیم از ژنوتیپ GKH2624 در کشت تأخیری از شرایط تنش خشکی (۳/۴۳ واحد در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون در کشت معمول از تنش خشکی حاصل گردید (۱/۰۱ واحد در گرم وزن تر). مقایسه میانگین برهم‌کنش

سال×آبیاری×ژنوتیپ نشان داد که تنش خشکی در سال اول باعث افزایش معنی‌دار گلوکاتایون رداکتاز در ژنوتیپ GKH2624 شد. بیشترین میزان فعالیت این آنزیم از ژنوتیپ GKH2624 در سال دوم از تنش خشکی (۳/۳۵ واحد در گرم وزن تر) و کمترین آن از ژنوتیپ نپتون در سال دوم تنش خشکی به دست آمد (۰/۹۵ واحد در گرم وزن تر).

جدول ۴-۱۸- مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان فعالیت آنزیم گلوکاتایون رداکتاز در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳

گلوکاتایون رداکتاز (U.g-1FW)		ترکیب تیماری	
سال اول	سال دوم		
۱/۲۰ ^{p-s}	۱/۴۰ ^{n-s}	نپتون	آبیاری کامل
۱/۰۰ ^{rs}	۱/۶۰ ^{l-s}	الویس	
۱/۹۰ ^{l-q}	۲/۱۰ ^{g-o}	اکاپی	
۱/۶۰ ^{l-s}	۱/۹۰ ^{l-q}	تاسیلو	
۲/۴۰ ^{d-l}	۱/۱۰ ^{qrs}	GKH0224	
۱/۹۰ ^{l-q}	۲/۹۰ ^{a-g}	GKH2624	
۲/۶۰ ^{b-j}	۲/۵۰ ^{c-k}	GKH3705	
۱/۱۰ ^{qrs}	۱/۰۰ ^{rs}	نپتون	کشت معمول
۱/۷۰ ^{k-s}	۱/۵۰ ^{m-s}	الویس	
۲/۳۰ ^{e-m}	۲/۱۰ ^{g-o}	اکاپی	
۲/۰۰ ^{n-p}	۱/۷۰ ^{k-s}	تاسیلو	
۱/۳۰ ^{o-s}	۱/۳۰ ^{o-s}	GKH0224	
۳/۱۰ ^{a-e}	۳/۲۰ ^{a-d}	GKH2624	
۲/۶۰ ^{b-j}	۲/۸۰ ^{a-n}	GKH3705	
۱/۰۰ ^{rs}	۰/۹۰ ^s	نپتون	آبیاری کامل
۱/۷۰ ^{k-s}	۱/۶۰ ^{l-s}	الویس	
۲/۲۰ ⁱ⁻ⁿ	۲/۲۰ ⁱ⁻ⁿ	اکاپی	
۱/۹۰ ^{l-q}	۱/۸۰ ^{j-r}	تاسیلو	
۱/۳۰ ^{o-s}	۱/۱۰ ^{qrs}	GKH0224	
۳/۱۰ ^{a-e}	۳/۴۰ ^{ad}	GKH2624	
۲/۷۰ ^{a-l}	۲/۳۰ ^{e-m}	GKH3705	
۱/۳۰ ^{o-s}	۱/۱۰ ^{qrs}	نپتون	کشت تأخیری
۱/۸۰ ^{j-r}	۱/۵۰ ^{m-s}	الویس	
۲/۶۰ ^{b-j}	۲/۴۰ ^{d-l}	اکاپی	
۲/۱۰ ^{g-o}	۱/۹۰ ^{l-q}	تاسیلو	
۱/۴۰ ^{n-s}	۱/۱۰ ^{qrs}	GKH0224	
۳/۳۰ ^{abc}	۳/۵۰ ^a	GKH2624	
۲/۸۰ ^{a-n}	۳/۰۰ ^{a-r}	GKH3705	

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.



شکل ۴-۷۶- اثر برهم کنش تاریخ کاشت × آبیاری × ژنوتیپ (الف) برهم کنش سال × آبیاری × ژنوتیپ (ب) بر میزان فعالیت آنزیم گلو تانیون رداکتاز.
حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

آنزیم گلوتاتیون با استفاده از مواد فنولیک به عنوان دهنده‌ی الکترون باعث تجزیه‌ی پراکسید هیدروژن می‌شود؛ با توجه به افزایش فعالیت این آنزیم در شرایط تنش خشکی و نقش آن در احیاء گلوتاتیون، این آنزیم به احتمال زیاد یکی از آنزیم‌های مهم در گیاه است که افزایش فعالیت آن سبب افزایش تحمل گیاه در برابر تنش اکسیداتیو خواهد شد (اپل و هیرت، ۲۰۰۴). گزارش شده است که افزایش فعالیت آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز مرتبط با تحمل شوری می‌باشد، نتایج به دست آمده با نتایج حاصل از آزمایش‌های رحمانی و همکاران (۱۳۸۸) و محرم-نژاد و ولی‌زاده (۱۳۹۴) مطابقت دارد. ژو و همکاران (۲۰۲۰) افزایش فعالیت آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز را بر اثر تنش خشکی در گیاه مانیکو گزارش نمودند. در این تحقیق با توجه به این که فعالیت آنزیمی در تمام تیمارها افزایش نیافته می‌توان نتیجه گرفت که حذف اکسیژن‌های فعال بیشتر از سایر آنزیم‌ها بر عهده‌ی آنزیم‌ها یا اسمولیت‌های دیگر مانند کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و غیره بوده و پاسخ ناکافی سایر آنزیم‌ها را جبران کرده است. فعالیت آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز تنها در ژنوتیپ GKH2624 افزایش معنی‌دار یافت که احتمالاً به فعالیت سایر آنزیم‌ها کمک شده است. سایر آنزیم‌ها در تمام تیمارها یا تغییر معنی‌داری نداشته یا کاهش و افزایش غیرمعنی‌دار یافتند. تغییرات ایجاد شده در فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان ممکن است در ارتباط با ROSها در پی تنش اکسیداتیو وارده به گیاه در اثر تنش خشکی و همچنین تشدید فرآیند پراکسیداسیون لیپیدهای همسو با این تنش باشد. در کل افزایش فعالیت آنزیمی می‌تواند برابر با افزایش سرعت سمیت‌زدایی ROSها در گیاه باشد. احتمالاً از علت‌های کاهش فعالیت آنزیم‌ها می‌تواند تشدید اثرات تنش خشکی و یا ROSهای القا شده بر ساختار و فعالیت این آنزیم‌ها باشد (روتیلیو و همکاران، ۱۹۹۵).

افزایش فعالیت آنزیم‌گلوتاتیون ردوکتاز به دلیل احیای مجدد گلوتاتیون اکسید بسیار حائز اهمیت است (سیرم و همکاران، ۲۰۰۳). گلوتاتیون در چرخه‌های زانتوفیل، مه‌لر و آسکوربات-گلوتاتیون ایفای نقش می‌کند. به علاوه به عنوان کوفاکتور آنزیم گلوتاتیون پراکسیداز نیز عمل می‌نماید. بنابراین با کاهش فعالیت گلوتاتیون

ردوکتاز در تنش خشکی، این آنزیم احتمالاً عامل محدودیت مکانیسم‌های دفاعی ارقام مورد مطالعه است. سیرم و همکاران (۲۰۰۳) گزارش کرده‌اند که افزایش فعالیت گلوکاتایون ردوکتاز سبب افزایش تحمل به تنش اکسیداتیو می‌شود، ولی در این ارقام محدودیت موجود ممکن است ناشی از کاهش عملکرد سایر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان باشد. گلوکاتایون ردوکتاز نیز یکی از آنزیم‌های بالقوه‌ی سیستم آنتی‌اکسیدانی آنزیمی است که با مصرف NADPH به عنوان دهنده‌ی الکترون باعث احیاء گلوکاتایون می‌شود که حالت احیاء کننده‌ی GSH را از طریق چرخه‌ی آسکوربات - گلوکاتایون حفظ کرده و یک نقش حیاتی در حفاظت از گروه سولفیدریل داشته و به عنوان سوپسترای گلوکاتایون - اس - ترانسفراز است. چرخه‌ی آسکوربات گلوکاتایون دارای یک نقش مهم در ایجاد سیستم دفاعی در برابر تنش اکسیداتیو می‌باشد و افزایش فعالیت آنزیم‌های آن در شرایط تنش سبب حداقل شدن اثرات تنش اکسیداتیو می‌شود (خانا و سلوت، ۲۰۰۷) و گلوکاتایون ردوکتاز نقشی کلیدی در احیاء پراکسید-هیدروژن به آب از طریق مسیر هالیلول-آسادا ایفا می‌کنند (بری و ریولین، ۱۹۹۷). علاوه بر این گلوکاتایون ردوکتاز باحفظ ذخیره‌ی گلوکاتایون درون سلولی به حالت احیا کننده با سوپراکسید و رادیکال هیدروکسیل واکنش می‌دهد و باعث از بین رفتن رادیکال آزاد می‌شود (پیرزادا و همکاران، ۲۰۱۲) و افزایش فعالیت این آنزیم نیز در این تحقیق مؤید همین مطلب است و نتایج مشابه در مطالعات برنده و همکاران (۲۰۱۴) روی گیاه عدس گزارش شده است. نتایج دیگر مطالعات نشان داد که در گیاهچه‌های مارتیغال، میزان فعالیت دیگر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نظیر PAL و APX نیز در برابر تنش فلز کادمیوم افزایش یافت (پورتبیزی و همکاران، ۲۰۱۷). نتایج بسیاری از تحقیقات نیز نشان می‌دهد که فعالیت این آنزیم‌ها در برگ‌های ارقام حساس و متحمل به شوری بسیاری از گونه‌های گیاهی افزایش می‌یابد (دمیرال و ترکان، ۲۰۰۵؛ بور و ترکان، ۲۰۰۳). اگر چه این افزایش فعالیت آنزیمی در ارقام متحمل به شوری بیشتر از ارقام حساس گزارش شده است (مرادی و عبدالباقی، ۲۰۰۷).

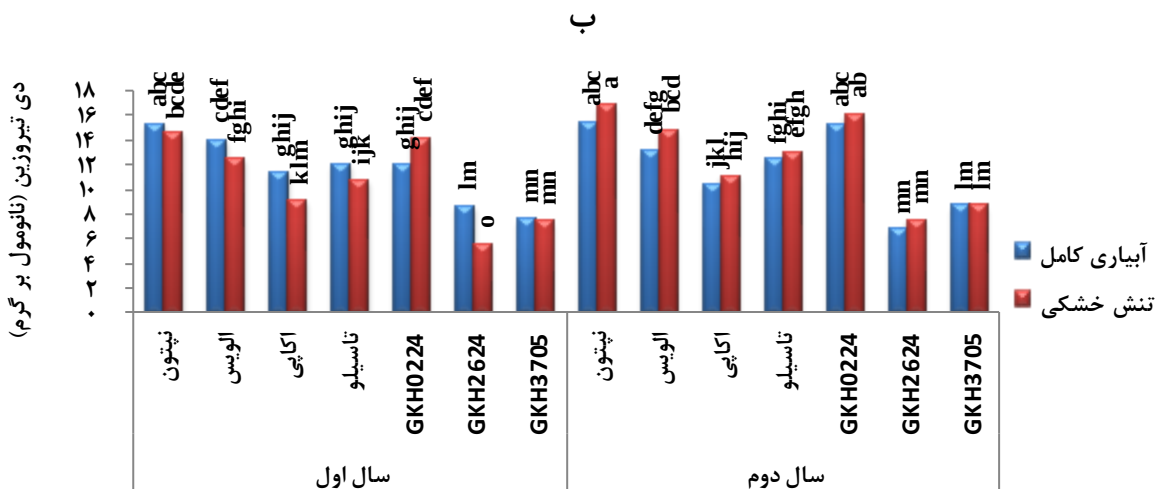
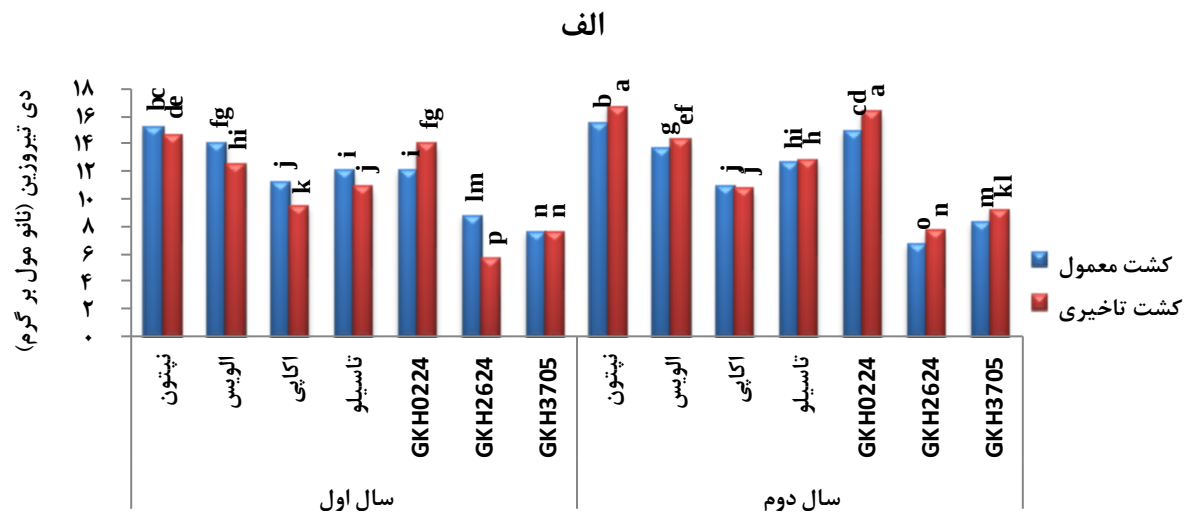
۴-۶-۴- میزان دی تیروزین

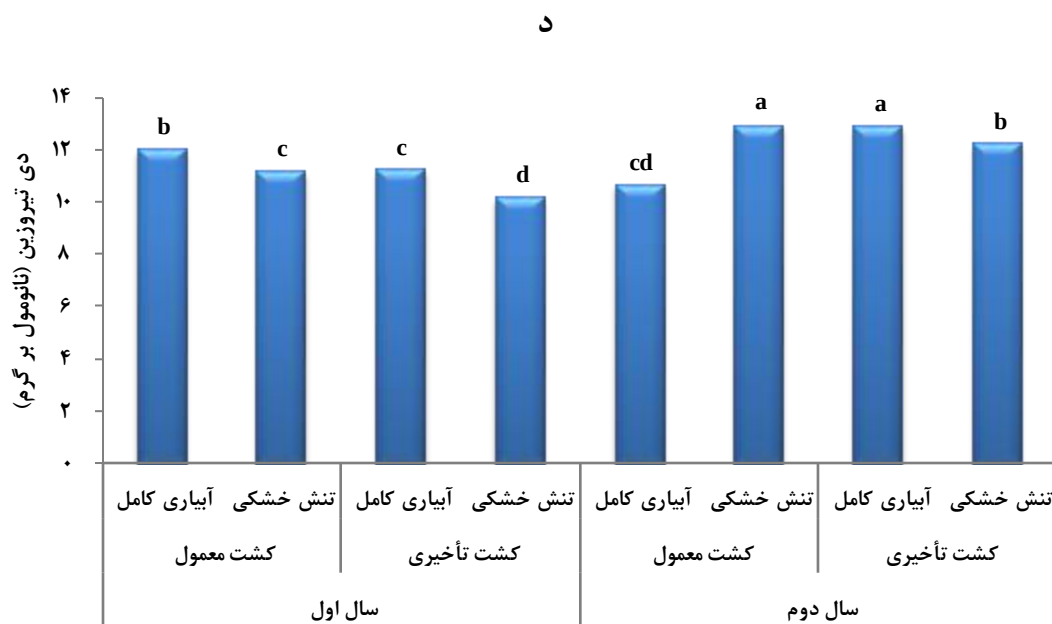
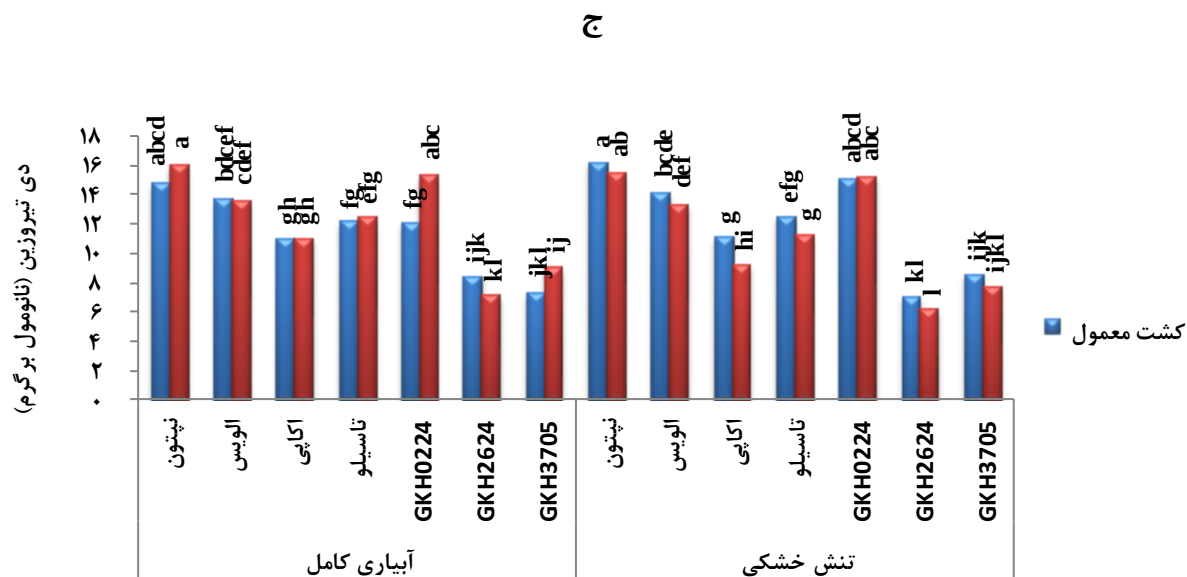
نتایج تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که میزان دی تیروزین همانند آنتی اکسیدان‌های آنزیمی به طور معنی‌داری تحت تأثیر اثر ساده‌ی سال و ژنوتیپ و اثرات متقابل سال×تاریخ کاشت، سال×آبیاری، تاریخ کاشت×آبیاری، سال×تاریخ کاشت×آبیاری، سال×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ، آبیاری×ژنوتیپ، سال×آبیاری×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت (جدول پیوست ۸). بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان داد که روند کاهشی معنی‌دار برای ژنوتیپ‌های الویس و GKH2624 و همچنین افزایش معنی‌دار برای ژنوتیپ GKH0224 در تاریخ کشت معمول و در شرایط آبیاری کامل بین سال‌های اول و دوم در بین سایر ژنوتیپ‌ها مشاهده شد. به طوری که بیشترین میزان دی تیروزین از ژنوتیپ نپتون در سال دوم کشت معمول از تنش خشکی حاصل شد (۱۷/۱۰ نانومول بر گرم) و کمترین میزان آن از ژنوتیپ GKH2624 در سال اول کشت تأخیری از تنش خشکی به دست آمد (۵/۱۰ نانومول بر گرم) (جدول ۴-۱۹).

جدول ۴-۱۹- مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان دی تیروزین در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳.

دی تیروزین (نانومول برگرم)		ترکیب تیماری	
سال دوم	سال اول		
۱۳/۹. ^{c-g}	۱۵/۴. ^{a-e}	نپتون	آبیاری کامل
۱۲/۱. ^{f-j}	۱۵/۲. ^{a-e}	الویس	
۹/۶. ^{j-q}	۱۲/۲. ^{f-j}	اکاپی	
۱۱/۲. ^{g-k}	۱۳/۰. ^{eh}	تاسیلو	
۱۴/۳. ^{a-f}	۹/۸. ^{j-o}	GKH0224	
۵/۵. st	۱۱/۳. ^{g-k}	GKH2624	
۷/۷. ^{n-t}	۶/۹. ^{p-t}	GKH3705	
کشت معمول			
۱۷/۱. ^a	۱۵/۱. ^{a-e}	نپتون	تنش خشکی
۱۵/۱. ^{a-e}	۱۲/۹. ^{e-i}	الویس	
۱۲/۱. ^{f-j}	۱۰/۰. ^{j-o}	اکاپی	
۱۳/۹. ^{c-g}	۱۱/۱. ^{g-l}	تاسیلو	
۱۵/۶. ^{a-e}	۱۴/۴. ^{a-f}	GKH0224	
۷/۹. ^{m-t}	۶/۲. ^{rst}	GKH2624	
۸/۸. ^{k-r}	۸/۲. ^{m-s}	GKH3705	
کشت تأخیری			
۱۶/۹. ^{a-b}	۱۵/۱. ^{a-e}	نپتون	آبیاری کامل
۱۴/۲. ^{b-f}	۱۲/۹. ^{e-i}	الویس	
۱۱/۳. ^{g-k}	۱۰/۶. ^{h-m}	اکاپی	
۱۳/۶. ^{d-g}	۱۱/۱. ^{g-l}	تاسیلو	
۱۶/۳. ^{a-d}	۱۴/۲. ^{b-f}	GKH0224	
۸/۱. ^{m-s}	۶/۱. ^{rst}	GKH2624	
۹/۷. ^{j-p}	۸/۳. ^{l-s}	GKH3705	
کشت تأخیری			
۱۶/۵. ^{abc}	۱۴/۳. ^{a-f}	نپتون	تنش خشکی
۱۴/۵. ^{a-f}	۱۲/۲. ^{f-j}	الویس	
۱۰/۱. ⁱ⁻ⁿ	۸/۲. ^{m-s}	اکاپی	
۱۲/۰. ^{f-j}	۱۰/۵. ^{h-n}	تاسیلو	
۱۶/۵. ^{abc}	۱۳/۹. ^{c-g}	GKH0224	
۷/۲. ^{o-t}	۵/۱. ^t	GKH2624	
۸/۶. ^{k-r}	۶/۸. ^{q-t}	GKH3705	

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.





شکل ۴-۷۷ اثر برهم کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ (الف)، برهم کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (ب)، برهم کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ج) و برهم کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری (د) بر میزان دی تیروزین. حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

روند مشابهی در برهم کنش سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ در شکل ۴-۷۷-الف مشاهده شد؛ به گونه ای که در سال اول با انجام کشت تأخیری میزان دی تیروزین در همه ی ژنوتیپ ها (به غیر از ژنوتیپ

GKH3705) کاهش معنی‌داری داشت، البته ژنوتیپ GKH0224 برخلاف سایر ژنوتیپ‌ها روند افزایشی معنی‌داری در میزان دی‌تیروزین از خود نشان داد. در سال دوم نیز انجام کشت تأخیری موجب افزایش معنی‌دار میزان دی‌تیروزین در ژنوتیپ‌های نپتون، الویس، GKH0224، GKH2624 و GKH3705 شد. در این بررسی بیشترین میزان دی‌تیروزین از ژنوتیپ نپتون در سال دوم کشت تأخیری (۱۶/۷ نانومول بر گرم) و کمترین آن از ژنوتیپ GKH2624 در سال اول کشت تأخیری به دست آمد (۵/۵۹ نانومول بر گرم) (شکل ۴-۷۷-الف). در بررسی مقایسه میانگین اثر برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ، اعمال تنش خشکی در سال اول باعث کاهش معنی‌داری میزان دی‌تیروزین در ژنوتیپ‌های اکاپی و GKH2624 و افزایش معنی‌دار این صفت در ژنوتیپ GKH0224 شد، به طوری‌که بیشترین میزان این صفت از ژنوتیپ نپتون در سال دوم تنش خشکی (۱۶/۸۱ نانومول بر گرم) و کمترین از ژنوتیپ GKH2624 در سال اول تنش خشکی (۵/۶۳ نانومول بر گرم) به دست آمد (شکل ۴-۷۷-ب). با توجه به شکل ۴-۷۷-ج، بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ نشان داد که در ژنوتیپ GKH0224 با انجام کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل افزایش معنی‌داری در میزان دی‌تیروزین مشاهده شد و همچنین روند کاهشی معنی‌داری نیز در ژنوتیپ اکاپی با اعمال کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی به وجود آمد. در این بررسی تنش خشکی باعث افزایش و کاهش میزان دی‌تیروزین به ترتیب در ژنوتیپ‌های نپتون و GKH2624 در کشت تأخیری شد (به ترتیب معادل ۱۶/۱۲ و ۶/۱۳ نانومول بر گرم). در بررسی اثر برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری نیز اعمال تنش خشکی موجب کاهش معنی‌داری در میزان دی‌تیروزین در هر دو سال و هر دو نوع کشت گردید به جز در سال دوم و در شرایط کشت معمول که اعمال تنش خشکی موجب افزایش معنی‌دار دی‌تیروزین گردید و بیشترین میزان دی‌تیروزین از سال دوم کشت معمول در شرایط تنش خشکی (۱۲/۹۴ نانومول بر گرم) به دست آمد و کمترین آن از سال اول کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی (۱۰/۱۳ نانومول بر گرم) حاصل شد (شکل ۴-۷۷-د). طبق نتایج به دست آمده، مشاهده می‌شود که گیاه در شرایط تنش برای مقابله با رادیکال‌های فعال غلظت دی‌تیروزین را افزایش داده است. در واقع در هنگام تنش با توجه به این که میزان

رادیکال های آزاد اکسیژن بیشتر می شود؛ پروتئین ها بیشتر در معرض تخریب قرار گرفته و میزان تولید دی تیروزین نیز بالا می رود، از اندازه گیری میزان تولید این ماده می توان به این نکته پی برد که استرس اکسیداتیو افزایش یافته است. رادیکال های آزاد اکسیژن به پروتئین ها حمله کرده و باعث تغییرات جزئی در مکان های مخصوص اسیدهای آمینه شده در نتیجه موجب تجزیه زنجیره ی پپتیدی می شوند. حساسیت اسیدهای آمینه ی یک پپتید به حمله ی اکسایشی متفاوت است و فرم های گوناگون اکسیژن فعال شده از نظر پتانسیل واکنش پذیری، با هم فرق می کنند. زمانی که استرس اکسیداتیو ایجاد می شود، رادیکال های آزاد، باعث تخریب پروتئین ها شده، اسیدهای آمینه مختلف آزاد می شوند و از اتصال دو اسید آمینه تیروزین از محل اکسیژن هایشان یک دی پپتید به نام دی تیروزین ایجاد می گردد که این ماده نشانه ای از حمله ی رادیکال های آزاد در هنگام تنش خشکی به پروتئین ها و تخریب آن ها می باشد (داوود حبیبی و همکاران، ۱۳۹۱). در اثر تنش خشکی میزان رادیکال های آزاد اکسیژن افزایش می یابد. این افزایش منجر به تخریب پروتئین ها، اسیدهای نوکلئیک و اسیدهای چرب غشاء می گردد و لذا میزان دی تیروزین (محصول تخریب پروتئین) افزایش نشان می دهد. در این شرایط گیاه جهت مقابله با خشکی میزان آنزیم های آنتی اکسیدانت خود را افزایش می دهد تا با اکسیژن های مخرب مبارزه نماید. لذا در این تحقیق منطقی به نظر می رسد که با افزایش میزان فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانت از میزان رادیکال های آزاد اکسیژن و در نتیجه دی تیروزین کاسته شده است.

از سوی دیگر، احتمالاً این نتیجه نشان دهنده ی این مطلب است که گیاه اثر تنش خشکی را از طریق مکانیسم دفاعی دیگری کاهش داده است، که از بالا رفتن حجم دی تیروزین و فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان جلوگیری کرده است. زیرا گزارش شده که فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان تنها مکانیسم دفاعی گیاه در برابر اکسیژن های رادیکال آزاد (ROS) تولید شده در شرایط تنش نیست و افزایش پرولین نیز می تواند موجب کاهش ROS های تولید شده در شرایط تنش خشکی شود. در نتیجه، به علت کاهش ROS ها، میزان تخریب پروتئین ها و تولید بیومارکر دی تیروزین کاهش می یابد (آکتاس و همکاران، ۲۰۰۷).

حبیبی و همکاران (۱۳۹۱) بیان کردند که بین دی تیروزین با صفات زراعی یک همبستگی منفی ملاحظه شد که می توان چنین توجیه نمود که با افزایش تنش خشکی مسلماً تخریب پروتئین به دلیل افزایش رادیکال های آزاد اکسیژن افزایش می یابد، باتوجه به اینکه یکی از محل های اصلی تولید رادیکال های آزاد کلروپلاست ها می باشند مسلماً بر روی فتوسیستم های I و II و در نتیجه فتوسنتز گیاه اثر گذاشته در نهایت سبب کاهش صفات زراعی (عملکرد و اجزاء عملکرد) و همچنین صفات فیزیولوژیک می شود. از طرفی بین مالون دی آلدئید و دی تیروزین هم یک همبستگی معنی دار و مثبت ملاحظه می شود؛ مسلماً با افزایش سطح رادیکال های آزاد تخریبات لیپیدها و به موازات آن تخریب پروتئین ها زیاد شده و سبب افزایش غظت این دو ماده می شود. می توان چنین توجیه نمود که در هنگام تنش باتوجه به اینکه میزان رادیکال های آزاد اکسیژن بیشتر می شود، و با توجه به اینکه یکی از محل های اصلی تولید رادیکال های آزاد، کلروپلاست ها می باشند مسلماً بر روی فتوسیستم های I , II و در نتیجه فتوسنتز گیاه اثر گذاشته همچنین این افزایش منجر به تخریب پروتئین ها، اسیدهای نوکلئیک و اسیدهای چرب غشاء می گردد و لذا میزان دی تیروزین (محصول تخریب پروتئین) در این آزمایش افزایش نشان می دهد از اندازه گیری میزان تولید این ماده می توان به این نکته پی برد که استرس اکسیداتیو افزایش یافته است (حبیبی و همکاران، ۲۰۱۱). که در نهایت سبب کاهش صفات زراعی (عملکرد و اجزاء عملکرد) و همچنین صفات فیزیولوژیک می شود. در این شرایط گیاه جهت مقابله با خشکی میزان آنزیم های آنتی اکسیدانت خود را افزایش می دهد تا با اکسیژن های مخرب مبارزه نماید. لذا وجود همبستگی مثبت و معنی دار بین دی تیروزین و آنزیم های آنتی اکسیدانت (CAT, GPx, SOD) در این تحقیق منطقی به نظر می رسد. از طرفی بین مالون دی آلدئید و دی تیروزین هم یک همبستگی معنی دار و مثبت ملاحظه می شود مسلماً با افزایش سطح رادیکال های آزاد تخریبات لیپیدها و به موازات آن تخریب پروتئین ها زیاد شده و سبب افزایش غظت این دو ماده می شود (هالیول، ۱۹۹۹). تحقیقات صورت گرفته نشان داده است که تنش خشکی سبب افزایش میزان دی تیروزین در گیاهان می شود (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۸۷). در این مطالعه بین ژنوتیپ ها تفاوت معنی داری دیده شد. بیشترین میزان

دی تیروزین در ژنوتیپ نپتون و در نتیجه بیشترین تخریب پروتئین حاصل شد که نشان از حساسیت بیشتر ژنوتیپ نپتون به خشکی دارد. کمترین میزان دی تیروزین در ژنوتیپ GKH2624 به دست آمد که نشان از تحمل بیشتر این ژنوتیپ به خشکی دارد. در واقع در هنگام تنش با توجه به اینکه میزان رادیکال های آزاد اکسیژن بیشتر می شود، پروتئین ها بیشتر در معرض تخریب قرار گرفته و میزان تولید دی تیروزین نیز بالا می رود. از اندازه گیری میزان تولید این ماده می توان به این نکته پی برد که استرس اکسیداتیو افزایش یافته است. همبستگی بین صفات نشان داد بین دی تیروزین و عملکرد دانه همبستگی معنی داری وجود دارد؛ که نشان دهنده تأثیر منفی اکسیژن های رادیکال آزاد در اثر تنش خشکی بر روی دی تیروزین و تخریب پروتئین و در نتیجه کاهش میزان عملکرد دانه می باشد.

۴-۶-۵- میزان مالون دی آلدئید

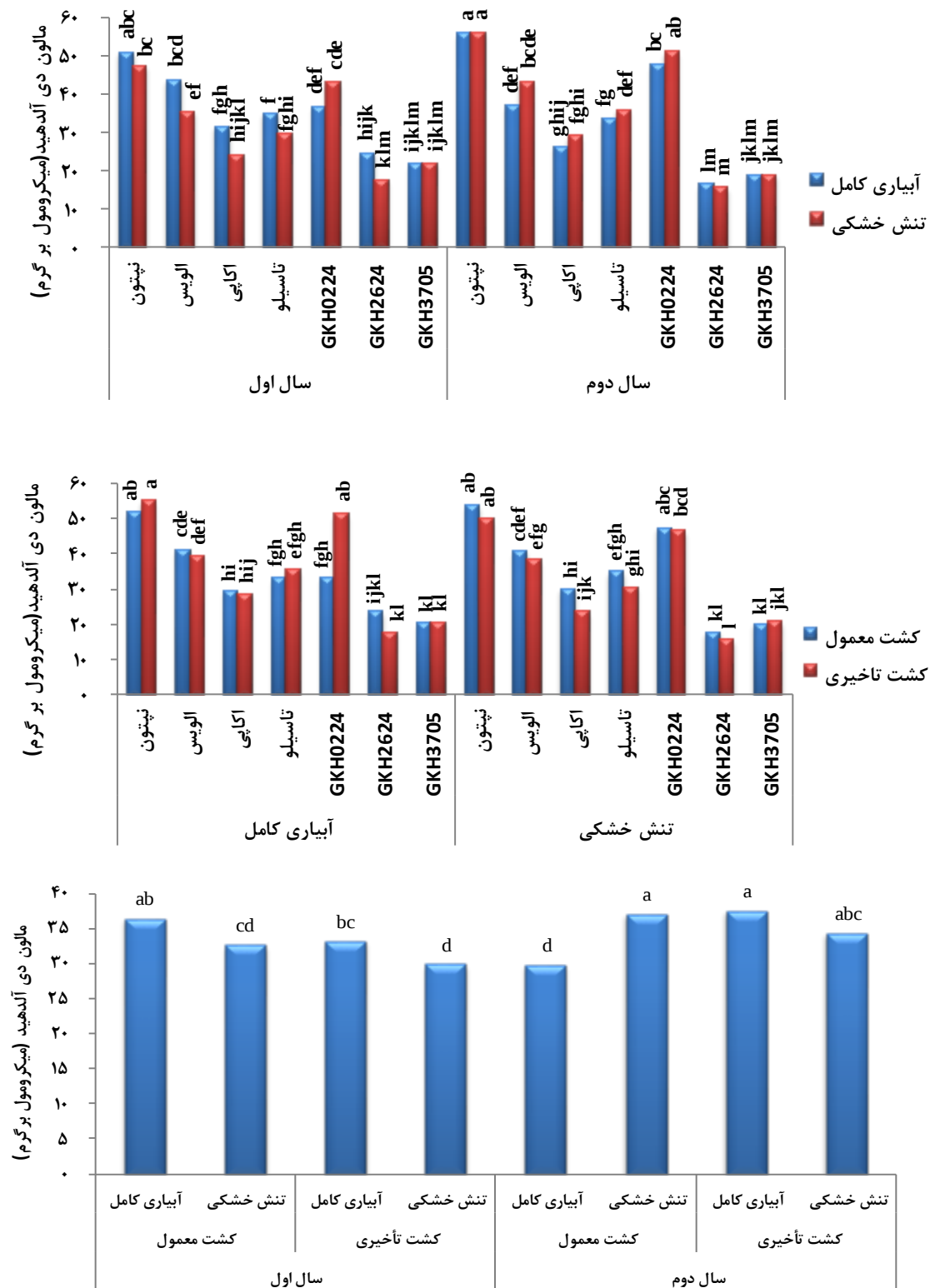
نتایج تجزیه واریانس مرکب داده ها نشان داد که تنها اثر اصلی ژنوتیپ و اثرات متقابل سال×تاریخ کاشت، سال×آبیاری، تاریخ کاشت×آبیاری، سال×تاریخ کاشت×آبیاری، سال×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×ژنوتیپ، آبیاری×ژنوتیپ، سال×آبیاری×ژنوتیپ، تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ و سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ در سطح احتمال یک درصد بر میزان مالون دی آلدئید به عنوان شاخصی از ناپایداری غشاء سلولی معنی دار بود (جدول پیوست ۸). نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان مالون- دی آلدئید نشان داد که روند افزایشی معنی داری برای ژنوتیپ GKH0224 در شرایط کشت معمول و آبیاری کامل، ژنوتیپ نپتون در شرایط کشت تأخیری و آبیاری کامل و ژنوتیپ GKH0224 در شرایط کشت تأخیری و تنش خشکی و نیز روند کاهشی معنی داری برای ژنوتیپ های الویس و GKH2624 در شرایط کشت معمول و آبیاری کامل بین سال اول و دوم مشاهده شد، به طوری که بیشترین میزان مالون دی آلدئید متعلق به ژنوتیپ نپتون در سال دوم کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل بوده (۶۲/۲۰ میکرومول بر گرم) و کمترین

مقدار آن مربوط به ژنوتیپ GKH2624 در سال دوم کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی بود (۱۴/۱۰) میکرومول بر گرم (جدول ۴-۲۰).

جدول ۴-۲۰: مقایسه میانگین اثر متقابل تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ بر میزان مالون دی‌آلدهید در دو سال زراعی ۹۵-۱۳۹۳

مالون دی‌آلدهید (میکرومول بر گرم)		ترکیب تیماری	
سال دوم	سال اول		
۴۹/۷۰ ^{b-e}	۵۳/۸۰ ^{a-d}	نپتون	آبیاری کامل
۳۲/۳۳ ^{i-q}	۴۹/۹۰ ^{a-e}	الویس	
۲۴/۱۰ ^{o-v}	۳۴/۹ ^{g-o}	اکاپی	
۲۷/۶۰ ^{l-u}	۳۸/۵ ^{e-m}	تاسیلو	
۳۹/۸۰ ^{e-l}	۲۶/۵ ^{m-v}	GKH0224	
۱۶/۳۰ ^{uv}	۳۰/۶۰ ^{j-t}	GKH2624	
۱۹/۴۰ ^{r-v}	۲۱/۲۰ ^{q-v}	GKH3705	
۵۹/۱۰ ^{ab}	۴۸/۵ ^{b-f}	نپتون	تنش خشکی
۴۴/۴ ^{c-i}	۳۶/۹۰ ^{f-n}	الویس	
۳۴/۱۰ ^{h-p}	۲۵/۶۰ ^{n-v}	اکاپی	
۳۸/۷۰ ^{e-m}	۳۱ ^{j-s}	تاسیلو	
۴۹/۱۰ ^{b-f}	۴۵/۸۰ ^{c-h}	GKH0224	
۱۷/۲۰ ^{uv}	۱۸/۳۰ ^{tuv}	GKH2624	
۱۷/۱۰ ^{uv}	۲۳/۱۰ ^{o-v}	GKH3705	
۶۲/۲۰ ^a	۴۸/۰۳ ^{b-f}	نپتون	آبیاری کامل
۴۱/۶۰ ^{d-j}	۳۷/۲۰ ^{f-n}	الویس	
۲۸/۷۰ ^{k-u}	۲۸/۳۰ ^{k-u}	اکاپی	
۳۹/۳۰ ^{e-l}	۳۱/۳۰ ^{j-r}	تاسیلو	
۵۵/۷۳ ^{abc}	۴۷ ^{b-g}	GKH0224	
۱۶/۹۰ ^{uv}	۱۸/۶۰ ^{s-v}	GKH2624	
۱۸/۵۰ ^{tuv}	۲۲/۴۲ ^{p-v}	GKH3705	
۵۳/۲۰ ^{a-d}	۴۶/۶۰ ^{c-g}	نپتون	تنش خشکی
۴۲/۱۰ ^{d-j}	۳۴/۰۳ ^{h-p}	الویس	
۲۴/۳۰ ^{o-v}	۲۲/۹۰ ^{o-v}	اکاپی	
۳۲/۹۰ ^{i-q}	۲۸ ^{k-u}	تاسیلو	
۵۳/۲۰ ^{a-d}	۴۰/۲۰ ^{e-k}	GKH0224	
۱۴/۱۰ ^v	۱۷/۱۰ ^{uv}	GKH2624	
۲۰/۶۰ ^{q-v}	۲۰/۸۰ ^{q-v}	GKH3705	

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون اختلاف آماری معنی‌داری با هم ندارند.



شکل ۴-۷۸ = اثر برهم کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ (الف)، برهم کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ (ب)، برهم کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری (ج) بر میزان مالون دی آلدهید. حروف متفاوت نشان دهنده اختلاف معنی دار بین تیمارها می باشد.

با توجه به شکل ۴-۷۸-الف، بررسی مقایسه میانگین مربوط به برهم‌کنش سال×آبیاری×ژنوتیپ نشان می‌دهد که تنها ژنوتیپ الویس در تنش خشکی سال اول، کاهش معنی‌داری در میزان مالون‌دی‌آلدهید در بین سایر ژنوتیپ‌ها داشت. به طوری‌که بیشترین میزان مالون‌دی‌آلدهید از ژنوتیپ نپتون در تنش خشکی سال دوم (۵۶/۱۳ میکرومول بر گرم) و کمترین میزان آن از ژنوتیپ GKH2624 در تنش خشکی سال دوم به دست آمد (۱۵/۶۷ میکرومول بر گرم). در برهم‌کنش تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ روند افزایشی معنی‌دار برای ژنوتیپ GKH0224 در شرایط آبیاری کامل و با انجام کشت تأخیری مشاهده شد به طوری‌که بیشترین میزان مالون‌دی‌آلدهید مربوط به ژنوتیپ نپتون در کشت تأخیری در شرایط آبیاری کامل (۵۵/۱۲ میکرومول بر گرم) و کمترین این صفت مربوط به ژنوتیپ GKH2624 در کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی (۱۵/۶۲ میکرومول بر گرم) بود (شکل ۴-۷۸-ب). در بررسی مقایسه میانگین برهم‌کنش سال×تاریخ کاشت×آبیاری نیز مشاهده شد که در سال اول و در هر دو کشت با اعمال تنش خشکی میزان مالون‌دی‌آلدهید کاهش معنی‌داری داشت و در سال دوم در کشت معمول با اعمال تنش خشکی میزان مالون‌دی‌آلدهید افزایش معنی‌داری یافت، طوری‌که بیشترین میزان مالون‌دی‌آلدهید از سال دوم کشت تأخیری در شرایط تنش خشکی (۳۷/۵۶ میکرومول بر گرم) و کمترین آن از سال دوم کشت معمول در آبیاری کامل به دست آمد (۲۹/۸۹ میکرومول بر گرم) (شکل ۴-۷۸-ج).

با بروز تنش خشکی لیپید پراکسیداسیون غشا منجر به تولید مالون‌دی‌آلدهید می‌نماید که این خسارت باعث کاهش عملکرد سلول و در نتیجه عملکرد ریشه می‌گردد. با افزایش تنش خشکی، میزان تخریب لیپیدها بیشتر شده و تولید مالون‌دی‌آلدهید نیز افزایش می‌یابد و در نتیجه با تنش ایجاد شده می‌بایست میزان آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و گلوکاتایون رداکتاز هم افزایش می‌یافت تا از میزان تخریبات بکاهد. این موضوع نشان می‌دهد آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت نخستین سد دفاعی جهت مبارزه با تنش اکسیداتیو در گیاه کلزا نبوده‌اند. زمانی که دفاع آنتی‌اکسیدانتی کاهش می‌یابد یا تشکیل رادیکال‌های آزاد افزایش می‌یابد، در این گونه موارد حالتی موسوم به استرس اکسیداتیو پدید می‌آید. استرس

اکسیداتیو منجر به آسیب بافتی می‌شود. همچنین با افزایش تنش خشکی میزان پایداری غشاء سیتوپلاسمی نیز کاهش می‌یابد. هنگامی که استرس اکسیداتیو رخ می‌دهد پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع لیپیدها افزایش می‌یابد و در اثر حمله‌ی رادیکال‌های آزاد به لیپیدها، آلدئیدهای گوناگونی از جمله مالون‌دی‌آلدئید ایجاد می‌شود (جاس و اریستیناپرز گومز، ۱۹۹۹).

کاتالاز و آسکوربات‌پراکسیداز از مهمترین آنزیم‌های جمع‌آوری کننده پراکسید هیدروژن به شمار می‌آیند. کاهش فعالیت آسکوربات‌پراکسیداز در ژنوتیپ GKH0224 می‌تواند سبب تجمع پراکسید هیدروژن شود که علاوه بر اجرای واکنش هابر-ویز، سبب کاهش فعالیت برخی از آنزیم‌های چرخه کالوین نظیر ریبولوز مونو فسفات کیناز و بی‌فسفاتازها می‌گردد (آسادا، ۲۰۰۰). کاهش فعالیت این آنزیم‌ها در چرخه کالوین می‌تواند با کاهش نسبت $H^+, NADP^+/NADPH$ در کلروپلاست سبب افزایش تولید فرم‌های فعال اکسیژن شده و آسیب به بیومولکول‌ها از جمله لیپیدها افزایش یابد. همچنین فعالیت آیزوزیم‌های Cu/Zn-SOD و Fe-SOD به مقادیر بالای پراکسید هیدروژن حساسند (میتلر، ۲۰۰۲). کاهش فعالیت آنزیم‌های مذکور شدت آسیب‌های وارده به بیومولکول‌های حیاتی سلول را افزایش می‌دهد. کاهش فعالیت آنزیم آسکوربات‌پراکسیداز در ژنوتیپ GKH0224 همراه با کاهش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز سبب افزایش آسیب به غشاها و در نتیجه افزایش میزان مالون‌دی‌آلدئید شده است. احتمالاً این نتیجه نشان دهنده‌ی این مطلب است که گیاه اثر تنش خشکی را از طریق مکانیسم دفاعی دیگری به غیر از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، کاهش داده است که از بالا رفتن حجم مالون‌دی‌آلدئید و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان جلوگیری کرده است. گزارش شده که اسمولیت‌های دیگری مانند پرولین نقش مهمی را در تنظیم اسمزی ایفا می‌کنند و همچنین از طریق جاروب کردن ROS‌ها از سلول‌ها محافظت می‌کنند (ردی و همکاران، ۲۰۰۴). به نظر می‌رسد که گیاه با افزایش پرولین منجر به کاهش تولید اکسیژن‌های رادیکال آزاد شده در شرایط تنش شده و در نتیجه تخریب لیپیدها را کاهش داده و باعث افزایش مقاومت گیاه به تنش خشکی شده است. رضاییان و همکاران (۲۰۱۸) بیان کردند که ارقام مختلف کلزا، احتمالاً با حفظ و یا افزایش پارامترهای رشد، فعالیت

آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و فعالیت آنزیم‌های تنفسی، مکانیسم‌های محافظتی متفاوتی در برابر آسیب اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی اعمال می‌کنند. لطفی و همکاران (۲۰۱۵) گزارش دادند که فعالیت آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان با افزایش تنش آبی افزایش می‌یابد. همچنین بیان کردند که مالوندی‌آلدهید تحت تنش شدید آبی افزایش می‌یابد. اکرم و همکاران (۲۰۱۸) گزارش دادند که تنش خشکی میزان رشد، رنگدانه‌های کلروفیل، محتوای آب نسبی و پروتئین‌های محلول را به میزان قابل توجهی کاهش می‌دهد، در حالی که باعث افزایش نفوذپذیری نسبی غشاء، پرولین، گلیسین بتائین، مالون دی‌آلدهید، فنل‌های کل و فعالیت کاتالاز می‌شود. خودبین و همکاران (۲۰۲۰) بیان نمودند که تنش خشکی باعث کاهش غلظت کاروتنوئیدها، کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل‌های کل می‌شود. با این حال گلوز، گالاکتوز، رامنوز، زایلوس، پرولین، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز، مالون دی‌آلدهید (در برگ و ریشه) و نسبت کلروفیل a و b را افزایش می‌دهد.

تخریب غشاهای سلول یکی از پیامدهای مستقیم کمبود آب می‌باشد. به عبارت دیگر بین میزان MDA و شدت تنش خشکی رابطه مستقیمی وجود دارد. افزایش MDA در برگ پرچم و سنبله ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد که سازوکارهای ترمیم سلولی با سازوکارهای تخریب حاصل از کمبود آب که می‌توانند بر تجزیه و بازیابی لیپیدهای غشاء تأثیر بگذارند، همگام نمی‌شوند؛ به ویژه در اثر تنش خشکی، پراکسیداسیون گلیکولیپیدهای تیلاکوئید کلروپلاستی و به دنبال آن تولید دی‌آسیل‌گلیسرول، تری‌آسیل‌گلیسرول و اسیدهای چرب آزاد اتفاق می‌افتد و در نتیجه میزان MDA در بافت گیاهی افزایش می‌یابد (بایلی، ۲۰۰۴). غلظت MDA به عنوان یکی از شاخص‌های اصلی تنش اکسیداتیو محسوب می‌گردد. همچنین تنش خشکی با تولید رادیکال‌های فعال اکسیژن، موجب آسیب اکسیداتیو به غشاء و افزایش پراکسیداسیون لیپیدها گردیده است (ایزابلا و همکاران، ۲۰۱۳). واکنش‌پذیری بالای گونه‌های فعال اکسیژن منجر به پراکسیداسیون لیپیدهای غشا و در نتیجه وارد آمدن خسارت به غشا سلولی می‌شود (دئی و همکاران، ۲۰۱۲). پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع منجر به تولید مالون دی‌آلدهید (MDA)

می‌شود که غلظت آن نشانه‌ای از میزان صدمه به غشای سلولی و نیز ظرفیت آنتی اکسیدانی گیاه تحت تنش شوری است (یونسی و مرادی، ۲۰۱۵). یادگاری و همکاران (۲۰۰۷) گزارش کردند که در گیاه سویا تنش سرما (۴ درجه سانتی‌گراد) سبب افزایش مالون‌دی‌آلدهید شد. مهمترین بخش از خسارت‌های ناشی از تنش، تولید رادیکال‌های آزاد مربوط به پر اکسیداسیون لیپیدهای غشایی است که باعث تولید مالون‌دی‌آلدهید می‌شود. نشت یونی و محتوای MDA به‌عنوان شاخص‌های آسیب غشایی برای اندازه‌گیری غیرمستقیم انسجام غشای سلولی مورد توجه قرار گرفته‌اند و می‌توانند کاهش انسجام غشای سلولی و وقوع آسیب سرمازدگی را در محصولات باغبانی نشان دهند (شوفلت و پرویس، ۱۹۹۵). گو و همکاران (۲۰۰۶) با بررسی گیاهچه‌های برنج مشاهده کردند که تنش سرما افزایش مالون‌دی‌آلدهید را در وارسته‌های حساس به دنبال داشت، در صورتی که در ارقام متحمل به سرما این وضعیت مشاهده نشد. محتوی مالون‌دی‌آلدهید شخصی از میزان خسارت تنش اکسیداتیو است. ارقامی که در زمان مواجهه با تنش سطح مالون‌دی‌آلدهید در آن‌ها به میزان کمتری افزایش نشان می‌دهد مقاومت نسبی بالاتری به تنش دارا می‌باشند (لاتا و همکاران، ۲۰۱۱). لاتا و همکاران (۲۰۱۱) نیز افزایش مالون‌دی‌آلدهید را با افزایش شدت و دوام تنش گزارش کردند.

۴-۷- نتیجه گیری

بررسی صفات فیزیولوژی و بیوشیمیایی نشان داد که افزایش تجمع اسید آمینه پرولین، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، بالا بودن محتوای نسبی آب برگ، مقاومت روزه‌ای بالا، پایداری در غلظت رنگیزه‌های فتوسنتزی، پایداری غشای سلولی از خصوصیات بارز تحمل به تنش کم‌آبی در کلزا می‌باشد. نتایج آشکار ساخت که در بین اجزا عملکرد دانه‌ی کلزا (تعداد خورجین، تعداد دانه در خورجین و وزن هزاردانه)، بالا بودن تعداد خورجین اصلی و بخصوص تعداد خورجین فرعی بیشترین نقش را در پایداری عملکرد دانه در شرایط تنش کم‌آبی دارد.

در این مطالعه بیشترین عملکرد دانه و عملکرد روغن در شرایط آبیاری کامل و تاریخ کاشت معمول (۵۳۵۴ و ۲۴۴۳ کیلوگرم‌درهکتار) و کمترین عملکرد دانه و روغن در شرایط قطع آبیاری در مرحله خورجین‌دهی و کشت تأخیری به دست آمدند.

در این مطالعه، نتایج بررسی خصوصیات کیفی روغن دانه نشان داد که اسید اولئیک و اسید لینولئیک بخش عمده‌ای از ترکیب اسیدهای چرب روغن دانه کلزا را شامل می‌شوند. میزان اسید اولئیک روغن دانه‌ی کلزا در محدوده‌ی ۶۱ تا ۶۶ درصد و اسید لینولئیک در محدوده‌ی ۱۴/۵ تا ۱۸/۱۵ درصد متغیر بود.

با توجه به مطالب ذکر شده و نتایج حاصل از این پژوهش به نظر می‌رسد که از ژنوتیپ‌های و GKH3705 و GKH2624 می‌توان به عنوان ژنوتیپ‌هایی یاد کرد که در مناطق دارای رطوبت کافی، پتانسیل بالایی در تولید دانه و روغن دارند. این درحالی است که ژنوتیپ GKH3705 به عنوان ژنوتیپ متحمل به تنش کم‌آبی برای تولید در مناطق دارای محدودیت آبی مخصوصاً دوره‌ی خورجین‌دهی شناخته شده است.

۴-۸-پیشنهادهات

۱- از آنجایی که نتایج به دست آمده در شرایط مزرعه در منطقه کرج صورت گرفته است، پیشنهاد می‌شود این ارقام و هیبرید ها در کشت پاییزه و زمستانه مناطق معتدل سرد کشور به مدت حداقل سه سال مورد مقایسه قرار گیرند.

۲- از آنجایی که تحقیق حاضر روی برخی از صفات فیزیولوژیکی گیاه کلزا انجام شده است توصیه می‌شود برای سایر خصوصیات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مانند آنتی اکسیدان‌های غیرآنزیمی، توکوفرول و هورمون‌های گیاهی درگیر در مکانیسم‌های تحمل به تنش خشکی و واکنش و رابطه آنها با تنش در جایگاه جدید کشت بررسی‌هایی صورت پذیرد.

۳- پیشنهاد می‌گردد آنالیز مولکولی پاسخ این لاین‌ها به تنش خشکی در راستای شناسایی ژن‌های موثر در تعیین سطح تحمل گیاه در دو فصل کاشت با توجه به نتایج به دست آمده از صفات فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مرفولوژیکی صورت پذیرد.

۴- با توجه به زیاد بودن صفات مورد بررسی، استفاده از روشهای آماری چند متغیره مانند رگرسیون چند متغیره و تجزیه به مولفه‌های اصلی می‌تواند در شناسایی مهم‌ترین و موثرترین مکانیسم‌های تحمل به تنش کم‌آبی در گیاه کلزا در جایگاه جدید کشت مفید باشد.

۵- با توجه به فاصله زمانی ۱۵روزه تاریخ های کشت از یکدیگر توصیه می‌شود که در فواصل زمانی ۲۵ روزه در سه یا چهار سطح تیماری تاریخ کشت و از اول مهر در نظر گرفته شود.

۶- توصیه می‌شود که قطع آبیاری به عنوان تیمار تنش خشکی در مراحل عمده نموی دیگر اعمال شود تا تأثیر آن بر روی رشد رویشی و بویژه رشد زایشی و نهایتاً تولید دانه و روغن مورد ارزیابی قرار بگیرد.

جدول پیوست ۱- تجزیه واریانس مرکب صفات مورفولوژی مورد مطالعه‌ی ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵.

میانگین مربعات							منابع تغییرات
تعداد خورجین	تعداد خورجین	تعداد خورجین	تعداد شاخه در	قطر ساقه	ارتفاع بوته	درجه آزادی	
بوته	فرعی	اصلی	بوته				
۸۱۰۹ ^{**}	۲۴۷۴ ^{**}	۱۶۲۵ ^{**}	۲۰۸۶ ^{**}	۱۸ ^{**}	۴۵۳ ^{**}	۱	سال
۱۳۴	۲۳	۵۱	۲	۰/۱۱۱	۴/۳۱	۴	سال×تکرار
۲۱۱۲۲۵ ^{**}	۷۸۱۵۷ ^{**}	۳۲۴۱۴ ^{**}	۲۸۷ ^{**}	۳۱۵ ^{**}	۲۸۵۷ ^{**}	۱	تاریخ کاشت
۳۶۳ [*]	۲۳ ^{ns}	۱۹۹ ^{**}	۰/۵۶ ^{ns}	۰/۰۴ ^{ns}	۸/۸۲ ^{ns}	۱	سال×تاریخ کاشت
۴۸۹۴۰ ^{**}	۱۶۷۴۴ ^{**}	۸۴۲۳ ^{**}	۹۳ ^{**}	۷۹ ^{**}	۷۵۸ ^{**}	۱	آبیاری
۳۱۸ [*]	۴۸ ^{ns}	۱۲۱ ^{**}	۴ ^{ns}	۰/۳۴ ^{ns}	۱۴ ^{**}	۱	سال×آبیاری
۱۵۶۷ ^{**}	۳۷۵ ^{**}	۴۰۹ ^{**}	۰/۹۰ ^{ns}	۰/۶۴ ^{ns}	۸۲ ^{**}	۱	تاریخ کاشت×آبیاری
۱۰ ^{ns}	۱۸ ^{ns}	۹ ^{ns}	۰/۰۸ ^{ns}	۰/۱۷ ^{ns}	۲۵ ^{**}	۱	سال×تاریخ کاشت×آبیاری
۶۵	۳۸	۷	۲	۰/۴۵	۲	۱۲	خطای اول
۲۳۱۸ ^{**}	۷۹۵ ^{**}	۳۹۷ ^{**}	۲/۱۴ ^{**}	۳ ^{**}	۳۵ ^{**}	۶	ژنوتیپ
۵۰ ^{ns}	۲۲ ^{ns}	۷ ^{ns}	۰/۱۰ ^{ns}	۰/۰۷ ^{ns}	۱/۱ ^{ns}	۶	سال×ژنوتیپ
۳۳۰ ^{**}	۹۷ ^{ns}	۶۹ ^{**}	۰/۷۹ ^{ns}	۰/۲۸ ^{ns}	۸/۴ [*]	۶	تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۳۳ ^{ns}	۱۷ ^{ns}	۴ ^{ns}	۰/۲۹ ^{ns}	۰/۰۵ ^{ns}	۱/۹ ^{ns}	۶	سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۲۶ ^{ns}	۱۴ ^{ns}	۴ ^{ns}	۰/۴۱ ^{ns}	۰/۰۵ ^{ns}	۰/۲۵ ^{ns}	۶	آبیاری×ژنوتیپ
۶۳ ^{ns}	۲۴ ^{ns}	۹ ^{ns}	۰/۵۶ ^{ns}	۰/۰۶ ^{ns}	۱/۳ ^{ns}	۶	سال×آبیاری×ژنوتیپ
۴۵۴ ^{ns}	۱۴ ^{ns}	۱۱ ^{ns}	۰/۱۱ ^{ns}	۰/۰۷ ^{ns}	۲/۵ ^{ns}	۶	تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۷۰ ^{ns}	۲۵ ^{ns}	۱۱۹ ^{ns}	۰/۲۶ ^{ns}	۰/۰۵ ^{ns}	۰/۹۵ ^{ns}	۶	سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۷۴	۴۵	۱۱	۰/۶۸	۰/۳۳	۳	۹۶	خطای دوم
۵/۸۲	۷/۰۴	۶/۴۵	۸/۰۲	۴/۲۳	۱/۲۶	–	ضریب تغییرات (درصد)

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

جدول پیوست ۲- تجزیه واریانس مرکب صفات مورفولوژی مورد مطالعه ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵.

میانگین مربعات							منابع تغییرات
درجه آزادی	طول خورجین اصلی	طول خورجین فرعی	طول خورجین	تعداد دانه در خورجین اصلی	تعداد دانه در خورجین فرعی	تعداد دانه در خورجین	
۱	۱۳/۳۱ ^{**}	۲۷/۲۰۰ ^{**}	۱۹/۵۴ ^{**}	۱۲۰ ^{**}	۶۴۷ ^{**}	۳۳۲ ^{**}	سال
۴	۰/۵۵۱	۰/۲۳	۰/۳۵	۵/۵۰	۱۷/۵۰	۰/۹۲	سال×تکرار
۱	۳۰۷/۵۲ ^{**}	۳۱۵/۴۲ ^{**}	۳۰۹/۱۵ ^{**}	۷۴۰۶ ^{**}	۵۸۶۳ ^{**}	۶۶۱۵ ^{**}	تاریخ کاشت
۱	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۵ ^{ns}	۵/۳۹ ^{ns}	۵۸/۲۲ ^{**}	۲۴/۳۸ [*]	سال×تاریخ کاشت
۱	۷۵/۶۰ ^{**}	۷۶/۰۰۵ ^{**}	۷۶/۶۸ ^{**}	۱۶۳۲ ^{**}	۱۲۹۹ ^{**}	۱۴۶۰ ^{**}	آبیاری
۱	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۰۲۸ ^{ns}	۰/۰۲۱ ^{ns}	۰/۲۳ ^{ns}	۴/۸۳ ^{ns}	۰/۷۴ ^{ns}	سال×آبیاری
۱	۰/۰۷ ^{ns}	۰/۰۶ ^{ns}	۰/۰۲۶ ^{ns}	۱۱/۳۶ ^{ns}	۳/۱۲ ^{ns}	۶/۴۰ ^{ns}	تاریخ کاشت×آبیاری
۱	۰/۰۶ ^{ns}	۰/۰۱۵ ^{ns}	۰/۰۴۳ ^{ns}	۰/۴۷ ^{ns}	۳۷/۲۴ ^{**}	۱۱/۴۱ ^{ns}	سال×تاریخ کاشت×آبیاری
۱۲	۰/۷۸	۰/۴۲	۰/۴۰۳	۸/۷۷	۱/۷۴	۳/۴۸	خطای اول
۶	۳/۶۷ ^{**}	۳/۵۰ ^{**}	۳/۵۵ ^{**}	۷۳ ^{**}	۶۳ ^{**}	۶۸ ^{**}	ژنوتیپ
۶	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۰۳ ^{ns}	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۸۲ ^{ns}	۰/۳۷ ^{ns}	۰/۵۲ ^{ns}	سال×ژنوتیپ
۶	۰/۳۲ ^{ns}	۰/۳۵۷ ^{ns}	۰/۳۴۳ ^{ns}	۷/۵۱ ^{ns}	۶/۲۶ ^{ns}	۶/۸۰ ^{ns}	تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۶	۰/۲۲ ^{ns}	۰/۰۴۱ ^{ns}	۰/۰۲۴ ^{ns}	۱/۴۵ ^{ns}	۲/۹۶ ^{ns}	۲/۰۳ ^{ns}	سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۶	۰/۰۰۶ ^{ns}	۰/۰۱۸ ^{ns}	۰/۰۰۸ ^{ns}	۱/۲۹ ^{ns}	۰/۸۱ ^{ns}	۰/۸۱ ^{ns}	آبیاری×ژنوتیپ
۶	۰/۰۱۸ ^{ns}	۰/۰۱۳ ^{ns}	۰/۰۱۵ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۲/۰۵ ^{ns}	۰/۴۵ ^{ns}	سال×آبیاری×ژنوتیپ
۶	۰/۰۱۰ ^{ns}	۰/۰۲۴ ^{ns}	۰/۰۱۶ ^{ns}	۱/۰۶ ^{ns}	۰/۸۲ ^{ns}	۰/۶۶ ^{ns}	تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۶	۰/۰۲۵ ^{ns}	۰/۰۲۰ ^{ns}	۰/۰۲۱ ^{ns}	۰/۴۲ ^{ns}	۱/۹۱ ^{ns}	۰/۸۶ ^{ns}	سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۹۶	۰/۴۸۳	۰/۴۷	۰/۲۹	۵/۶۰	۵/۱۰	۳/۱۹	خطای دوم
-	۹/۹۷	۱۱/۷۹	۸/۴۳	۱۲/۴۰	۱۴/۶۶	۱۰/۳۵	ضریب تغییرات (درصد)

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

جدول پیوست ۳- تجزیه واریانس مرکب صفات عملکرد و اجزای عملکرد و درصد و عملکرد روغن کلزا درواکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵

میانگین مربعات						
منابع تغییرات	درجه آزادی	وزن هزار دانه	عملکرد دانه	عملکرد بیولوژیک	شاخص برداشت	درصد روغن
سال	۱	۷/۱۱ ^{**}	۱۰۷۱۸۶۲۶ ^{**}	۲۲۲۶۰۷۸۴ ^{**}	۲۴۹ ^{**}	۶/۸۶ ^{ns}
سال×تکرار	۴	۰/۰۲	۶۶۲۶۹	۷۱۹۹۱۰	۵/۸۳	۱/۱۴
تاریخ کاشت	۱	۱۲۹ ^{**}	۱۵۲۰۵۹۹۲۱۷ ^{**}	۲۳۷۵۲۳۷۱۲۲ ^{**}	۰/۸۶ ^{ns}	۲۳۴ ^{**}
سال×تاریخ کاشت	۱	۰/۰۵ ^{ns}	۳۲۲۵۲۵ ^{ns}	۶۲۶۳۴۹ ^{ns}	۶۷/۶۷ [*]	۸/۳۶۶ ^{**}
آبیاری	۱	۲۹/۱۹ ^{**}	۴۱۹۸۱۰۰۲ ^{**}	۶۱۹۹۸۳۵۴۰ ^{**}	۰/۶۶ ^{ns}	۴۷/۹۸ ^{**}
سال×آبیاری	۱	۰/۰۱۲ ^{ns}	۶۷۵۶۰ ^{ns}	۱۳۰۹۴۵۴ ^{ns}	۱۰/۶۱ ^{ns}	۱/۵۸۳ ^{ns}
تاریخ کاشت×آبیاری	۱	۰/۳۲ [*]	۱۳۰۶۱۰۱ [*]	۱۰۷۹۹۱۰۰ ^{ns}	۳/۳۳ ^{ns}	۳/۷۱۱ [*]
سال×تاریخ کاشت×آبیاری	۱	۰/۹۲ ^{**}	۱۱۱۲۴۷۷ ^{ns}	۴۶۳۸۹۰ ^{ns}	۳۷/۲۵ ^{ns}	۰/۱۲۳ ^{ns}
خطای اول	۱۲	۰/۰۵۹	۲۶۳۱۸۰	۲۵۵۲۲۵۷۷ ^{ns}	۱۲/۷۲	۰/۵۳۴
ژنوتیپ	۶	۱/۳۶ ^{**}	۲۰۰۰۷۹۸ ^{**}	۲۷۱۲۴۵۲۶ ^{**}	۰/۵۸ ^{ns}	۲/۴۵ ^{**}
سال×ژنوتیپ	۶	۰/۰۲۲ ^{ns}	۲۹۷۱۳ ^{ns}	۲۷۱۹۸۵ ^{ns}	۰/۷۶ ^{ns}	۰/۰۷۵ ^{ns}
تاریخ کاشت×ژنوتیپ	۶	۰/۱۵۶ [*]	۲۹۳۹۸۰ ^{ns}	۳۷۸۷۷۴۰ [*]	۰/۸۰ ^{ns}	۰/۴۴۷ ^{ns}
سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ	۶	۰/۰۷۸ ^{ns}	۵۲۰۶۵ ^{ns}	۱۱۱۴۵۵ ^{ns}	۱/۲۱ ^{ns}	۰/۰۷۲ ^{ns}
آبیاری×ژنوتیپ	۶	۰/۰۳۳ ^{ns}	۱۶۲۴۵ ^{ns}	۸۳۷۲۳۴ ^{ns}	۰/۲۱ ^{ns}	۰/۰۶۶ ^{ns}
سال×آبیاری×ژنوتیپ	۶	۰/۰۴۱ ^{ns}	۱۴۴۳۳ ^{ns}	۱۸۴۸۰۱ ^{ns}	۰/۸۰ ^{ns}	۰/۰۵۹ ^{ns}
تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ	۶	۰/۰۳۸ ^{ns}	۸۲۹۷ ^{ns}	۲۵۰۶۴۸ ^{ns}	۱/۵۹ ^{ns}	۰/۱۱۳ ^{ns}
سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ	۶	۰/۰۲۵ ^{ns}	۶۶۳۴ ^{ns}	۱۸۴۵۳۹ ^{ns}	۱/۰۲ ^{ns}	۰/۱۳۸ ^{ns}
خطای دوم	۹۶	۰/۰۶۱	۴۴۵۳۶۶	۱۵۳۱۴۲۴	۳۱/۶۵	۰/۲۷۴
ضریب تغییرات (درصد)	-	۶/۶۰	۱۷/۴۹	۷/۹۶	۲۲/۸۲	۱/۱۹

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطح احتمال یک و پنج درصد.

جدول پیوست ۴- تجزیه واریانس مرکب اسیدهای چرب روغن دانه ژنوتیپ‌های کلزادر واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵

میانگین مربعات						منابع تغییرات
اولئیک اسید	پالمیتولئیک اسید	بهنیک اسید	آراشیدیک اسید	پالمیتیک اسید	درجه آزادی	
۱۶/۴۲ ^{**}	۰/۰۱۶۶ ^{**}	۱۶/۱۷۶۰ ^{ns}	۰/۴۴۰ ^{**}	۰/۱۷۲ ^{**}	۱	سال
۰/۰۲۹	۰/۰۰۰۳	۴/۴۷۹۹	۰/۰۰۱۳	۰/۰۰۶۴	۴	سال×تکرار
۶۸/۵ ^{**}	۲/۲۹۵ ^{**}	۸۵/۶۵۳۸ ^{**}	۴/۳۹۷ [*]	۲۰/۰۸ ^{**}	۱	تاریخ کاشت
۱/۷۶ ^{**}	۰/۰۰۰۱ ^{ns}	۲۳/۵۴۹۰ ^{**}	۰/۰۱۲۱ [*]	۰/۰۰۱۳ ^{ns}	۱	سال×تاریخ کاشت
۲۰/۸۵ ^{**}	۰/۵۴۲ ^{**}	۲۴/۲۴۳۹ ^{**}	۰/۸۹۳ ^{**}	۶/۵۹ ^{**}	۱	آبیاری
۰/۴۶۱ [*]	۰/۰۰۰۳۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۷۷ ^{ns}	۰/۰۰۱۶ ^{ns}	۱	سال×آبیاری
۰/۱۰ ^{ns}	۰/۰۰۰۳۹ ^{ns}	۶/۵۷۷۱ ^{**}	۰/۰۳۰۳ ^{**}	۰/۶۹۴ ^{**}	۱	تاریخ کاشت×آبیاری
۱/۵۵ ^{**}	۰/۰۰۱۵ ^{ns}	۰/۲۰۲۷ ^{ns}	۰/۰۳۸۴ ^{**}	۰/۰۰۷۱ ^{ns}	۱	سال×تاریخ کاشت×آبیاری
۰/۰۸	۰/۰۸۰	۰/۶۲۴۰	۰/۰۰۲۴	۰/۰۰۸۶	۱۲	خطای اول
۰/۹۴ ^{**}	۰/۰۲۳۶ ^{**}	۱/۷۷۴۷ ^{ns}	۰/۰۳۹۱ ^{**}	۰/۲۳ ^{**}	۶	ژنوتیپ
۰/۰۶۴ ^{ns}	۰/۰۰۰۴۳ ^{ns}	۰/۱۱۹۰ ^{ns}	۰/۰۰۱۲ ^{ns}	۰/۰۰۱۹ ^{ns}	۶	سال×ژنوتیپ
۰/۰۹۳ ^{ns}	۰/۰۰۱۷ ^{ns}	۰/۳۳۶۵ ^{ns}	۰/۰۰۳۱ ^{ns}	۰/۰۴۱۱ ^{**}	۶	تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۰/۰۳۳ ^{ns}	۰/۰۰۰۵ ^{ns}	۰/۲۴۹۵ ^{ns}	۰/۰۰۲۱ ^{ns}	۰/۰۰۳۹ ^{ns}	۶	سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۰/۰۴۳ ^{ns}	۰/۰۰۰۴۰ ^{ns}	۰/۰۷۱۸۵ ^{ns}	۰/۰۰۱۸ ^{ns}	۰/۰۰۲۶ ^{ns}	۶	آبیاری×ژنوتیپ
۰/۰۸۶۱۳ ^{ns}	۰/۰۰۰۴۰ ^{ns}	۰/۴۹۸۳ ^{ns}	۰/۰۰۱۱ ^{ns}	۰/۰۰۲۱ ^{ns}	۶	سال×آبیاری×ژنوتیپ
۰/۰۸۶۱۶ ^{ns}	۰/۰۰۰۴۴ ^{ns}	۰/۸۲۸ ^{ns}	۰/۰۰۱۶ ^{ns}	۰/۰۱۸۴ [*]	۶	تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۰/۰۷۰ ^{ns}	۰/۰۰۰۳ ^{ns}	۰/۲۲۳۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۹ ^{ns}	۰/۰۱۱۹ ^{ns}	۶	سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۰/۰۶۵	۰/۰۰۱۰	۱/۰۰۵	۰/۰۰۲۵	۰/۰۰۶۳	۹۶	خطای دوم
۰/۳۹۸	۸/۱۲	۳۴/۴۲	۱۱/۶۲	۱/۶۸۵	-	ضرب تغییرات (درصد)

ns, * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال یک و پنج درصد.

جدول پیوست ۵- تجزیه واریانس مرکب اسیدهای چرب و گلوکوزینولات روغن دانه ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵

میانگین مربعات					
منابع تغییرات	درجه آزادی	لینولئیک اسید	لینولنیک اسید	اروسیک اسید	ایکوزنویک اسید
سال	۱	۱۴/۸۱ ^{ns}	۶/۷۹۱۳ ^{ns}	۰/۱۴۲۸ ^{ns}	۰/۱۲۴۸ ^{ns}
سال×تکرار	۴	۷/۲۵	۰/۹۰۶۲	۰/۰۰۳۰	۰/۱۴۱۱
تاریخ کاشت	۱	۳۰۵/۱۴ ^{**}	۹۷/۷۹۸۴ ^{**}	۱/۵۰۶۴ ^{**}	۳/۳۸۲۳ ^{**}
سال×تاریخ کاشت	۱	۲/۴۵۱ ^{**}	۲/۹۹۲۴ [*]	۰/۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۷۶ ^{ns}
آبیاری	۱	۶۴/۵۹ ^{**}	۲۴/۷۶۱۷ ^{**}	۰/۳۰۴۲ ^{**}	۰/۸۰۹۵ ^{**}
سال×آبیاری	۱	۰/۰۰۰۱۷ ^{ns}	۰/۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۳۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۴ ^{ns}
تاریخ کاشت×آبیاری	۱	۱/۰۱۶ ^{**}	۲/۷۳۰۹ ^{ns}	۰/۰۰۸۷ ^{ns}	۰/۲۱۱۰ ^{**}
سال×تاریخ کاشت×آبیاری	۱	۰/۴۰۴۸ ^{ns}	۰/۲۲۵۱ ^{ns}	۰/۰۰۱۳ ^{ns}	۰/۰۰۲۹ ^{ns}
خطای اول	۱۲	۰/۰۶۱	۰/۶۱۷۱	۰/۰۰۴۵	۰/۰۲۲۲
ژنوتیپ	۶	۳/۷۵ ^{**}	۰/۹۶۲۷ ^{**}	۰/۰۱۵ ^{**}	۰/۰۳۶۶۹ ^{ns}
سال×ژنوتیپ	۶	۰/۱۳۰ ^{ns}	۰/۰۳۶۱۸ ^{ns}	۰/۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۱۴۳ ^{ns}
تاریخ کاشت×ژنوتیپ	۶	۰/۳۶۹ ^{ns}	۰/۰۹۶۹ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۲۸۴ ^{ns}
سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ	۶	۰/۲۸۸ ^{ns}	۰/۰۱۵۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۰۶۴ ^{ns}
آبیاری×ژنوتیپ	۶	۰/۰۹۰ ^{ns}	۰/۰۱۱۷ ^{ns}	۰/۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۶۷ ^{ns}
سال×آبیاری×ژنوتیپ	۶	۰/۱۰۶ ^{ns}	۰/۰۷۳۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۱۱۵ ^{ns}
تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ	۶	۰/۰۷۱ ^{ns}	۰/۰۳۸۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۱۵۷ ^{ns}
سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ	۶	۰/۰۶۹ ^{ns}	۰/۰۲۶۰ ^{ns}	۰/۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۱۰۵ ^{ns}
خطای دوم	۹۶	۰/۶۰۶	۰/۲۷۹	۰/۰۰۱۶	۰/۰۴۰۶
ضریب تغییرات (درصد)	–	۴/۷۵	۸/۹۹۴	۱۳/۳۰	۱۲/۲۷
۴/۸۸۶۶					

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

جدول پیوست ۶- تجزیه واریانس مرکب صفات مورد مطالعه ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵

میانگین مربعات							منابع تغییرات
آنتوسیانین	فلانوئید	کاروتنوئید	کلروفیل کل	کلروفیل b	کلروفیل a	درجه آزادی	
۲/۱۶۰ ^{ns}	۲۲/۷۱ ^{**}	۲۲/۷۱ ^{ns}	۰/۲۰۶۰ ^{ns}	۰/۰۰۰۸ ^{ns}	۰/۱۸۰۷ ^{ns}	۱	سال
۱/۵۴	۰/۸	۸/۸۷	۰/۰۳۸۱	۰/۰۰۱۳	۰/۰۳۶۷	۴	سال×تکرار
۱۶۹/۷۸ ^{**}	۶۰/۹۰۰ ^{**}	۸۳/۵۹ ^{**}	۱۳/۷۷۷۷ ^{**}	۰/۲۳۴۰ ^{**}	۱۰/۴۲۰۲ ^{**}	۱	تاریخ کاشت
۴۷/۲۴ ^{**}	۶۰/۸۵ ^{**}	۳۷/۲۵ ^{**}	۰/۰۰۱۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۰۴ ^{ns}	۱	سال×تاریخ کاشت
۲۱۳/۹۹ ^{**}	۱۵۵/۸ ^{**}	۱۶۶/۷۸ ^{**}	۲/۵۲۲۰ ^{**}	۰/۰۶۱۰ ^{**}	۱/۷۹۸۵ ^{**}	۱	آبیاری
۰/۶۷ ^{ns}	۱/۸۴ ^{ns}	۱/۰۹ ^{ns}	۰/۰۰۱۹ ^{ns}	۰/۰۰۰۸ ^{ns}	۰/۰۰۰۲ ^{ns}	۱	سال×آبیاری
۴/۹۴ ^{ns}	۱/۱۸ ^{ns}	۲۲/۸۷ ^{**}	۰/۰۲۹۶ ^{ns}	۰/۰۰۲۸ ^{ns}	۰/۰۵۰۶ [*]	۱	تاریخ کاشت×آبیاری
۵/۲۹ ^{ns}	۰/۰۸ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}	۰/۰۲۴۹ ^{ns}	۰/۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۱۹۸۶ ^{ns}	۱	سال×تاریخ کاشت×آبیاری
۳/۸۱	۴/۲۰	۲/۲۲	۰/۰۰۹۳	۰/۰۰۰۶	۰/۰۰۸۰	۱۲	خطای اول
۱۵۹۱/۴ ^{**}	۷۲۹/۲۸ ^{**}	۱۰۵۸/۴ ^{**}	۰/۱۱۶۷ ^{**}	۰/۰۰۳۲ ^{**}	۰/۰۸۰۶ ^{**}	۶	ژنوتیپ
۶۱/۷۲ ^{**}	۴۵/۳۴ ^{**}	۴۸/۲۶ ^{**}	۰/۰۱۲۶ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۸ ^{ns}	۰/۰۱۰۷ ^{ns}	۶	سال×ژنوتیپ
۱۵۰/۸۹ ^{**}	۷۵/۳۲ ^{**}	۳۹/۱۶ ^{**}	۰/۰۰۵۹ ^{ns}	۰/۰۰۰۵۷ ^{ns}	۰/۰۰۲۹ ^{ns}	۶	تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۵۱/۹۸ ^{**}	۵۱/۰۶ ^{**}	۶۲/۲۷ ^{**}	۰/۰۰۷۷ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۷ ^{ns}	۰/۰۰۷۲ ^{ns}	۶	سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۲۵۱/۷۴ ^{**}	۵۹/۳۰ ^{**}	۱۱۵/۴ ^{**}	۰/۰۱۴۶ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۱۴۶ ^{ns}	۶	آبیاری×ژنوتیپ
۱۵/۵۸ ^{**}	۴۰/۳۹ ^{**}	۳۰/۴۳ ^{**}	۰/۰۱۱۰ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۰۹۶ ^{ns}	۶	سال×آبیاری×ژنوتیپ
۹۶/۳۲ ^{**}	۵۱/۵۸ ^{**}	۳۵/۷۷ ^{**}	۰/۰۰۶۴ ^{ns}	۰/۰۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۰۵ ^{ns}	۶	تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۲۶/۲۴ ^{**}	۳۶/۹۹ ^{**}	۲۷/۳۰ ^{**}	۰/۰۰۷۳ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۰۶۷ ^{ns}	۶	سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۴/۵۶	۲/۷۶	۲/۲۵	۰/۰۰۸۸	۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۷۴	۹۶	خطای دوم
۸/۲۸	۹/۵۱	۸/۱۷	۷/۲۰۴	۸/۰۷۵	۸/۵۷۹	-	ضریب تغییرات (درصد)

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

جدول پیوست ۷- تجزیه واریانس مرکب صفات بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵

میانگین مربعات						منابع تغییرات
کربوهیدرات	پرولین	دمای کانوی	مقاومت روزنه ای	محتوای نسبی آب برگ	درجه آزادی	
۶۹۸/۰۲**	۲۸۰/۲۷**	۳۲/۱۸**	۶۰/۴۰**	۳۷۷/۴۷۸**	۱	سال
۰/۴۵	۱/۱۲۵۸	۰/۴۴۳	۰/۶۹	۰/۴۴	۴	سال×تکرار
۱۲۶۴۳**	۲۰۰۵/۴۰**	۱۶۴۵/۶**	۵۸۲۴/۷۳**	۳۵۸۳/۹۱**	۱	تاریخ کاشت
۵۹/۱۶**	۸/۱۷۳۰**	۱۲/۸۵**	۱۸/۳۳**	۱۰/۷۵**	۱	سال×تاریخ کاشت
۲۷۶۸**	۳۶۶/۱۲**	۳۹۵/۵۰**	۱۲۴۷/۲۸**	۹۱۳/۱۲**	۱	آبیاری
۴/۳۰۲ ^{ns}	۰/۱۰۷۸ ^{ns}	۰/۹۳ ^{ns}	۰/۰۸۹ ^{ns}	۶/۲۲*	۱	سال×آبیاری
۱۶/۳۰*	۲۹/۳۴۸**	۴/۵۵**	۸۹/۷۶**	۵۱/۰۹**	۱	تاریخ کاشت×آبیاری
۱۲۳/۹۰**	۳۲/۷۴۶**	۴/۴۵*	۱۱/۱۹**	۶۰/۵۴**	۱	سال×تاریخ کاشت×آبیاری
۲/۸۱	۰/۵۹۱۱	۰/۴۵۷	۰/۸۰	۱/۱۱	۱۲	خطای اول
۱۲۸/۶۹**	۲۱/۹۹۴**	۱۸/۷۳**	۶۲/۱۵**	۴۶/۵۹**	۶	ژنوتیپ
۳/۴۴ ^{ns}	۰/۲۰۵ ^{ns}	۰/۴۹ ^{ns}	۰/۴۶۹ ^{ns}	۰/۵۱ ^{ns}	۶	سال×ژنوتیپ
۸/۹۹**	۴/۱۸۸**	۱/۸۱*	۱۱/۹۸۷**	۸/۲۰**	۶	تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۲/۹۰۴ ^{ns}	۰/۱۲۰ ^{ns}	۰/۳۵ ^{ns}	۱/۸۱۹*	۲/۹۳**	۶	سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۲/۱۶ ^{ns}	۰/۲۶۷ ^{ns}	۰/۲۳ ^{ns}	۰/۹۹۸ ^{ns}	۰/۴۸ ^{ns}	۶	آبیاری×ژنوتیپ
۸/۴۹**	۱/۲۰۶ ^{ns}	۰/۴۵ ^{ns}	۰/۳۰۸ ^{ns}	۰/۱۲ ^{ns}	۶	سال×آبیاری×ژنوتیپ
۱/۲۳ ^{ns}	۰/۳۰۳ ^{ns}	۰/۵۸ ^{ns}	۰/۹۴۰ ^{ns}	۰/۶۴ ^{ns}	۶	تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۷/۲۰*	۱/۰۰۸ ^{ns}	۰/۳۳ ^{ns}	۱/۸۵۵*	۱/۶۹ ^{ns}	۶	سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۲/۴۶	۰/۶۹۱	۰/۷۱۷	۰/۷۱۸	۰/۹۴	۹۶	خطای دوم
۳/۶۶	۵/۰۶۹	۳/۱۲	۴/۴۶	۱/۱۵	-	ضریب تغییرات (درصد)

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

جدول پیوست ۸- تجزیه واریانس مرکب صفات بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های کلزا در واکنش به تنش خشکی، تاریخ کاشت و ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۵

میانگین مربعات					درجه آزادی	منابع تغییرات
مالون دی آلدئید	دی تیروزین	گلوتاتینون رداکتاز	آسکوربات پراکسیداز	سوپراکسید دیسموتاز		
۱۰۹/۷۰ ^{ns}	۴۶/۵۵ ^{**}	۰/۳۵ ^{ns}	۵/۴۶ ^{**}	۰/۷۰ ^{ns}	۱	سال
۲۸/۲۲	۰/۸۵	۰/۰۵۷	۰/۰۷	۰/۱۹۶	۴	سال×تکرار
۳/۱۷ ^{ns}	۰/۲۰ ^{ns}	۰/۶۰ ^{**}	۰/۲۴ ^{**}	۲/۳۰ ^{**}	۱	تاریخ کاشت
۳۱۴/۱۱ ^{**}	۲۷/۹۳ ^{**}	۰/۱۷ [*]	۰/۴۰ ^{**}	۰/۰۴ ^{ns}	۱	سال×تاریخ کاشت
۲۴/۵۷ ^{ns}	۰/۲۲ ^{ns}	۰/۷۲ ^{**}	۰/۶۲ ^{**}	۳/۴۸ ^{**}	۱	آبیاری
۳۲۱/۵۹ ^{**}	۳۲/۸۶ ^{**}	۰/۲۵ [*]	۰/۶۷ ^{**}	۰/۲۵ ^{ns}	۱	سال×آبیاری
۲۶۲/۲ ^{**}	۲۷/۲۲ ^{**}	۰/۰۲۸ ^{ns}	۰/۵۹ ^{**}	۰/۰۰۳ ^{ns}	۱	تاریخ کاشت×آبیاری
۳۰۹/۲۱ ^{**}	۲۰/۵۸ ^{**}	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۴۴ ^{**}	۰/۰۱ ^{ns}	۱	سال×تاریخ کاشت×آبیاری
۸/۴۷	۰/۳۵	۰/۰۳	۰/۰۲۲	۰/۰۶	۱۲	خطای اول
۳۸۱۵/۲ ^{**}	۲۴۱/۰۷ ^{**}	۱۱/۸۶ ^{**}	۱۵/۷۰ ^{**}	۲۷/۶۰ ^{**}	۶	ژنوتیپ
۱۶۰/۰۶ ^{**}	۴/۰۱ ^{**}	۰/۳۵ ^{**}	۰/۴۸ ^{**}	۰/۶۰ ^{**}	۶	سال×ژنوتیپ
۱۱۰/۵۰ ^{**}	۵/۵۷ ^{**}	۰/۴۶ ^{**}	۰/۳۵ ^{**}	۰/۶۷ ^{**}	۶	تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۱۹/۰۹ ^{ns}	۲/۹۰ ^{**}	۰/۹۱ ^{ns}	۰/۱۶ ^{**}	۰/۳۳ ^{**}	۶	سال×تاریخ کاشت×ژنوتیپ
۴۵/۵۳ ^{**}	۴/۳۲ ^{**}	۰/۳۶ ^{**}	۰/۲۰ ^{**}	۰/۳۲ ^{**}	۶	آبیاری×ژنوتیپ
۵۲/۸۲ ^{**}	۴/۹۹ ^{**}	۰/۲۴ ^{**}	۰/۳۶ ^{**}	۰/۵۳ ^{**}	۶	سال×آبیاری×ژنوتیپ
۸۰/۸۷ ^{**}	۲/۰۳ ^{**}	۰/۱۸ ^{**}	۰/۱۷ ^{**}	۰/۲۱ ^{ns}	۶	تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۸۸/۴۸ ^{**}	۵/۴۰ ^{**}	۰/۲۴ ^{**}	۰/۴۰ ^{**}	۰/۸۳ ^{**}	۶	سال×تاریخ کاشت×آبیاری×ژنوتیپ
۱۲/۱۲	۰/۶۴۱	۰/۰۵۵	۰/۰۴۷	۰/۱۰	۹۶	خطای دوم
۱۰/۲۶	۶/۸۹	۱۱/۸۸	۱۱/۰۱	۹/۰۱	–	ضریب تغییرات (درصد)

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

منابع و مآخذ:

۱. احمدی، ع، مرده، ع. سی و سه. (۱۳۸۳). اثر تنش خشکی بر کربوهیدرات‌های محلول، کلروفیل و پروتئین در چهار رقم گندم سازگار با شرایط متفاوت اقلیمی ایران. *مجله علوم کشاورزی ایران*. ۳۵ (۳).
۲. اسفندیاری، ع. محبوب، س. شکاری، ف. (۱۳۸۷). اثرات مخرب انواع اکسیژن فعال، مکانیسم‌های محافظتی گیاه و ضرورت توجه به آن، *مقالات کلیدی دهمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران، کرج*.
۳. افضل، ف. شریعتمداری، ح. حاج عباسی، م و معطر، ف. (۱۳۸۶). تأثیر تنش های شوری و خشکی بر گلیکوزیدها، عملکرد گل و میزان فلاونول در گیاه بابونه. *فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران*. ۲۳ (۳): ۳۸۲-۳۹۰.
۴. امینی ز، حداد ر. و مرادی ف. (۱۳۸۷). بررسی اثر تنش کم آبی بر نحوه فعالیت آنزیمهای ضد اکسنده در مراحل رشد (*Hordeum vulgare* L.). *مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی*. ۱۲ (۴۶): ۶۵-۷۴.
۵. ایران نژاد، ح. و شهبازیان، ن. (۱۳۸۳). مقاومت گیاهان زراعی به تنش های محیطی. *انتشارات کارنو*.
۶. ایزدخواه، م. و نظامی، ا. (۱۳۸۵). تنش خشکی و تاثیر آن بر روی گندم. *باشگاه پژوهشگران جوان دانشگاه آزاد اسلامی واحد بروجرد*.
۷. بروجردنیا، م. بی‌همتا، م. ر. عالمی سعید، خ. و عبدوس، و. (۱۳۹۵). اثر تنش خشکی بر میزان پروتئین، کربوهیدرات‌های محلول، نشت الکترولیت‌ها و محتوای آب نسبی لوبیا (*Phaseolus vulgaris* L.). *فیزیولوژی گیاهان زراعی، جلد ۲: صفحات ۱۹۸-۱۹۲*.
۸. پاژکی، ع. ر. (۱۳۷۹). بررسی و اندازه‌گیری اثر تنش آب بر ویژگی‌های فیزیولوژیک و شاخص‌های مختلف مقاومت به خشکی دو رقم کلزا. *رساله دکتری رشته زراعت. دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات. اهواز: ۲۵۲ ص.*
۹. پاسبان اسلام، ب. ش. مهرنیا و م. رشدی. (۱۳۹۰). بررسی عملکرد و برخی از ویژگی‌های فیزیولوژیک و زراعی کلزای بهاره تحت تنش کمبود آب. *مجله پژوهش‌های تولید گیاهی*. ۱۸ (۲): ۴۵-۵۹.
۱۰. پور اسماعیل، پ. د، حبیبی، و م، مشهدی اکبر بوجار. (۱۳۸۵). بررسی استفاده از پلیمر سوپر جاذب آب در افزایش عملکرد و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانت در ارقام مختلف لوبیا قرمز تحت تنش خشکی. *پایان نامه کارشناسی ارشد. دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد کرج*.
۱۱. ثمن م.، سپهری ع. و احمد وند گ. (۱۳۹۰). تجمع ماده خشک و تولید متابولیت های سازگار در شش ژنوتیپ نخود تحت سطح مختلف رطوبت خاک، *مجله زیست شناسی ایران*، ۲۴، ص ۳۷۳.
۱۲. جبّاری، ح. ج. دانشیان و ح. علی آبادی فراهانی. (۱۳۹۰). استفاده از تلاش بازآوری، عملکرد کمی و کیفی برای شناسایی هیبریدهای آفتابگردان متحمل به تنش خشکی. *مجله اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی*. ۳۵ (۱): ۲۳-۹.

۱۳. جزی زاده، ا و مرتضایی نژاد، ف. (۱۳۹۶). اثرات تنش خشکی بر شاخص‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی گیاه کاسنی (*Cichorium intybus* L.) جهت معرفی در فضای سبز شهری. نشریه فرآیند و کارکرد گیاهی. ۲۱(۶): ۲۷۹-۲۹۰.
۱۴. جلالی، م، اصغری، غ، عابدی، د، رضایی، ز. (۱۳۸۶). بررسی اثر ضد میکروبی چند عصاره مختلف میوه گیاه *Pycnocyclaspina*. مجله دانشگاه علوم پزشکی مازندران. ۵۹: ۷۶-۸۵.
۱۵. جمشیدی زیناب، ا. حسنلو، ط. و ناجی، ا. م. (۱۳۹۴). ارزیابی تحمل به خشکی چهار رقم کلزا بر اساس خصوصیات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی. نشریه پژوهش‌های زراعی/ایران. ۱۳(۳): ۵۸۳-۵۹۷.
۱۶. جهان‌ی، ف. فتحی، ا. (۱۳۹۶). تنش خشکی در گیاهان زراعی. آموزشی تألیفی ارشدان. صفحه ۹۹.
۱۷. چگنی، ح. گلدانی، م. شیرانی راد، ا. ح. و کافی، م. (۱۳۹۵). تاثیر خشکی انتهای فصل بر برخی خصوصیات زراعی و بیوشیمیایی در لاین‌های کلزا (*Brassica napus* L.). مجله اکوفیزیولوژی گیاهی، ۲۷: ۳۱-۲۰.
۱۸. حاجی بلند، ر. رادپور، ا. و پاسبانی، ب. (۱۳۹۳). تأثیر کمبود فسفر بر تحمل تنش خشکی در دو رقم گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersum* L.). مجله پژوهش‌های گیاهی مجله زیست شناسی/ایران. ۲۷: ۷-۸۰۳.
۱۹. حبیبی، د. عروج نیا، س. فتح الله طالقانی، د. پازکی، ع. و داودی فرد، م. (۱۳۹۱). بررسی تغییرات آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت و عملکرد در ژنوتیپ‌های مختلف چغندر قند تحت شرایط تنش خشکی. مجله زراعت و اصلاح نباتات. جلد ۸، شماره ۴، صفحات ۸۲-۶۳.
۲۰. حسن‌زاده، م. نادری درباغشاهی، ح. ر. و شیرانی راد، ا. ح. (۱۳۸۵). ارزیابی اثر تنش خشکی بر صفات مورفولوژیک و عملکرد کلزای پاییزه در منطقه اصفهان. خلاصه مقالات نهمین کنگره علوم زراعت و شهرپور ۱۳۸۵. دانشگاه تهران. پردیس ابوریحان. ص ۵۰۸ - اصلاح نباتات ایران.
۲۱. حشمتی، س. امینی دهقی، م. رضازاده، ع. ر. و فتحی امیرخیز، ک. (۱۳۹۵). بررسی حاصلخیزکننده‌های مختلف بر خصوصیات فیزیولوژیکی رنگدانه‌های فتوسنتزی و قندهای محلول در گلرنگ تحت شرایط تنش کمبود آب. نشریه پژوهش‌های زراعی/ایران. ۲: ۳۱۷-۳۰۴.
۲۲. حکمت شعار، ح. (۱۳۷۲). فیزیولوژی گیاهی در شرایط دشوار. ترجمه. چاپ اول.
۲۳. حیدری شریف‌آباد، ح. (۱۳۸۷). استراتژی‌های کاهش خسارت خشکسالی در بخش کشاورزی. دهمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات/ایران. ۶۲-۴۷.
۲۴. خواجه پور، م. (۱۳۸۳). گیاهان صنعتی. جهاد دانشگاهی/اصفهان. ۵۷۱ صفحه.
۲۵. دانشیان، ج.، جباری، ح. و فرخی، ا. (۱۳۸۵). اثر تنش کم‌آبی و تراکم بر عملکرد دانه و خصوصیات زراعی آفتابگردان در کشت دوم. خلاصه مقالات نهمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. ۷-۵ شهرپور ۱۳۸۵. دانشگاه تهران. پردیس ابوریحان. ۵۰۰ ص.

۲۶. رحمانی، م. *et al.*، (۱۳۸۸). اثر کاربرد غلظت های مختلف پلیمر سوپر جاذب بر عملکرد و فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان در گیاه دارویی خردل (*Sinapis alba*. L) در شرایط تنش خشکی. پژوهشهای به زراعی. (۱)۱: ۲۳-۳۸.
۲۷. رضائیان زاده الیاس، پارسا مهدی، گنجعلی علی، نظامی احمد و خاک. (۱۳۹۰). واکنش عملکرد و اجزای عملکرد ارقام نخود (*Cicer arietinum* L.) به آبیاری تکمیلی در مراحل مختلف فنولوژی. نشریه آب و خاک (علوم و صنایع کشاورزی) ۲۵(۵): ۱۰۹۵-۱۰۸۰.
۲۸. رضایی زاده، ع. محمدی، و. زالی، ع. زینالی، ح. و مردی، م. (۱۳۹۰). بررسی صفات مهم زراعی و روابط مهم زراعی و روابط بین آنها تحت شرایط آبیاری طبیعی و تنش خشکی در رگه های هاپلوئید مضاعف کلزا. علوم گیاهان زراعی ایران، ۲۴ (۴): ۶۸۳-۶۹۴.
۲۹. رودی، د. رحمانپور، س. و جاویدفر، ف. (۱۳۸۲). زراعت کلزا. انتشارات دفتر برنامه ریزی رسانه های ترویجی. چاپ دوم.
۳۰. سلیمانی اقدم، م. و اصغری، م. (۱۳۹۳). کاهش سرمازدگی پس از برداشت میوه گوجه فرنگی با تیمار براسینواسترئوئید. مجله پژوهش های گیاهی (زیست شناسی ایران). ۲۷(۳): ۴۳۸-۴۲۷.
۳۱. سیبی، م. م. میرزاخانی و م. گماریان. (۱۳۹۱). اثر تنش آبی، مصرف ژئولیت و سالیسیلیک اسید بر کمیت و کیفیت روغن گلرنگ. مجله پژوهش های زراعی در حاشیه کویر. جلد ۹، شماره ۲: ۱۶۹-۱۵۳.
۳۲. سیدشریفی، ر. و حکم علیپور، س. (۱۳۹۵). زراعت در شرایط تنش های محیطی، انتشارات دانشگاه محقق اردبیلی، ۳۴۶ صفحه.
۳۳. سیدشریفی، ر. و خلیل زاده، ر. (۱۳۹۷)، مورولوژی مراحل رشد و نمو گیاهان زراعی. انتشارات دانشگاه محقق اردبیلی.
۳۴. شعبانی، ع. ع. ا. کامگار حقیقی. ع. ر. سپاسخواه. ی. امام و ت. هنر. (۱۳۸۹). اثر تنش آبی بر عملکرد دانه، اجزای عملکرد و کیفیت کلزای پاییزه (*Brassica napus* L.) رقم لیکورد. مجله علوم زراعی ایران. جلد ۱۲، شماره ۴: ۴۰۹-۴۲۱.
۳۵. شکاری، ف. (۱۳۸۰). بررسی تنش خشکی در مراحل مختلف رشد ارقام کلزا. پایان نامه دکترا. دانشگاه تبریز.
۳۶. شهرابی فراهانی " *et al.*، (۱۳۹۴). ارزیابی تحمل به خشکی چند رقم کلزا بر اساس خصوصیات فیزیولوژی و زراعی در منطقه یزد "مجله تولید گیاهان زراعی. ۳: ۵۸۳-۵۹۷.
۳۷. شهیدی، ا. فروزان، ک. (۱۳۷۶). کلزا. شرکت سهامی توسعه دانه های روغنی.
۳۸. شیخ، ف. م. تورچی، م. ولی زاده، م. شکیب و ب. پاسبان اسلام. (۱۳۸۴). ارزیابی تحمل به خشکی ارقام بهار کلزا (*Brassica* sp.). مجله دانش کشاورزی. ۱۵ (۱): ۱۶۳-۱۷۵.

۳۹. شیرانی راد، ا. ح. مرادی اقدم، ا. طاهرخانی، ت. و نیک پناه، ح. (۱۳۹۲). تأثیر تاریخ کاشت زمستانه بر صفات کمی و کیفی ارقام بهاره کلزا در رژیم‌های مختلف رطوبتی. گزارش نهایی. دانشگاه آزاد اسلامی واحد تاکستان. ۱۸۲ صفحه.
۴۰. شیرانی راد، ا. ح. (۱۳۹۰). ارزیابی واکنش گیاه کلزا به مقادیر نیتروژن و رژیم‌های رطوبتی در شرایط کاربرد و عدم کاربرد ژئولیت. فصلنامه علمی - پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی. دوره ۳. شماره ۳. زمستان ۱۳۹۰.
۴۱. شیرانی راد، ا. ح.، دهشیری، ع. (۱۳۸۱). راهنمای کلزا (کاشت، داشت و برداشت). نشر آموزش کشاورزی به سفارش معاونت زراعت وزارت جهاد کشاورزی. ۱۱۶ صفحه.
۴۲. ضابط، م. و حسین زاده، ع. (۱۳۹۰). تعیین مهم‌ترین صفات موثر بر عملکرد ماش (*Vigna radiate* L.) با استفاده از روش‌های آماری چند متغیره در شرایط تنش خشکی و بدون تنش. مجله پژوهش‌های حبوبات ایران، (۱) ۲: ۸۷-۹۸.
۴۳. طباطبایی س. ع. ع. قاسمی و ا. شاکری، (۱۳۹۰). اثر تنش آبی بر عملکرد، اجزای عملکرد و میزان روغن ارقام کلزا، فصلنامه علمی پژوهشی فیزیولوژی گیاهان زراعی. ۳ (۱۲): ۵۳-۴۱.
۴۴. عاشوری، ه. م. (۱۳۸۰). کشت دوم کلزا. شرکت چاپ و نشر نوین. ۷۳ صفحه.
۴۵. عباسی، ا. اسفندیاری، ع. عنایتی، و. (۱۳۸۹). کاهش فعالیت چرخه مهلر و ارتباط آن با حساسیت به تنش شوری در گیاه خلر. یازدهمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران - دانشگاه شهید بهشتی.
۴۶. عبدی‌پور، م. ع. رضائی، س. هوشمند و ف. رئیسی. (۱۳۸۹). اثر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد سه رقم سویا. مجله علمی پژوهشی علوم کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد تبریز. ۴ (۱۴): (۱۳-۱).
۴۷. عزیزی، م. سلطانی، ا. و خاوری خراسانی، س. (۱۳۷۸). کلزا: فیزیولوژی، زراعت، به‌نژادی، تکنولوژی زیستی (تالیف کیمبر، د. اس. و مک گرگور، دی. آر، (۱۹۹۵). انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. ص ۲۳۰.
۴۸. عظیمی سوران، س. ح. امیرشکاری، ا. ح. شیرانی راد، ج. مظفری، م. ح. فتوکیان. (۱۳۹۷). ارزیابی واکنش ژنوتیپ‌های زمستانه کلزا به تنش خشکی آخر فصل در شرایط کاربرد سولفات آمونیوم. مجله به‌زراعی کشاورزی. ۲۰ (۳): ۶۴۲-۶۲۷.
۴۹. فتحیان، ش. احسانزاده، پ. (۱۳۸۱). ارتباط برخی خصوصیات فیزیولوژیک با عملکرد در گلرنگ بهاره در دو رژیم آبیاری. مجله علوم گیاهان زراعی/ایران. ۴۳ (۴): ۶۴۹-۶۵۹.
۵۰. فرشادفر، ع. و محمدی، ر. (۱۳۸۲). ارزیابی شاخص‌های فیزیولوژیکی مقاومت به خشکی در آگروپیرون با استفاده از شاخص انتخاب چندگانه. شماره ۳.

۵۱. قربانزاده نقاب، م. رسام، ق. ع. و دادخواه، ع. ر. (۱۳۹۷). بررسی عملکرد و ترکیب اسیدهای چرب دانه ارقام گلرنگ (*Carthamus tinctorius* L.) در منطقه شیروان. دو ماهنامه علمی- پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر/ایران. جلد ۳۰، شماره ۳، صفحه ۳۸۲-۳۹۰.
۵۲. قربانی، م. سعادت‌مند، ل. و نیاکان، م. (۱۳۹۰). بررسی برخی اثرات رویشگاه‌های مختلف بر روی ترکیبات فلاونوئیدی، پلی‌فنول‌ها، آنتوسیانین‌ها و فعالیت آنتی‌اکسیدانی گیاه دارویی سنجد (*Elaeagnus angustifolia*) اولین همایش ملی نوین در کشاورزی. دانشگاه آزاد گرگان. ص: ۷-۱.
۵۳. قربانی قوژدی، ح و ع. مقدم، ل. (۱۳۸۴). مقدمه‌ای بر تنش‌های اکسایشی و کرنش‌های گیاهی. انتشارات مؤسسه نشر دووین.
۵۴. قربانی، ط. گالشی، س. سلطانی، ا. و زینلی، ا. (۱۳۹۰). تأثیر تنش خشکی بر پارامترهای رشد، محتوی کلروفیل و کارتنوئید در مرحله رویشی گیاه نخود. اولین همایش ملی و راهبردهای دستیابی به کشاورزی پایدار، ص ۱۳۸-۱۴.
۵۵. قناتی، ف.، بختیاریان، س. و عبدالمالکی، پ. (۱۳۸۹). تأثیر متیل جاسمونات بر متابولیت‌های ثانویه گیاه همیشه بهار (*Calendula officinalis* L.) علوم و فناوری زیستی مدرس. ۱: ۲۱-۳۳.
۵۶. کریمی کاخکی، م. سپهری، ع. و همتی متین، ح. ر. (۱۳۸۹). تغییرات محتوای پروتئین، روغن و ترکیب اسیدهای چرب دانه چهار رقم آفتابگردان در شرایط مختلف آبیاری. مجله الکترونیک تولید گیاهان زراعی. جلد ۳، شماره ۳: ۸۰-۶.
۵۷. کوچکی، ا. ر. یزدان سپاس، ا. و نیکخواه، ح. ر. (۱۳۸۵). اثر تنش خشکی آخر فصل روی عملکرد دانه و برخی صفات مورفولوژیکی در ژنوتیپ‌های گندم. مجله علوم زراعی/ایران، جلد هشتم شماره ۱ (۲۹): ۲۸-۱۴.
۵۸. کوچکی، ع. سرمدنیا، ع. (۱۳۸۷). فیزیولوژی گیاهان زراعی (ترجمه). انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. صفحه ۴۶۷.
۵۹. کازرانی، ن. و احمدی، م. (۱۳۸۳). بررسی اثر ژنوتیپ و تاریخ کاشت بر صفات کمی و کیفی کلزا در استان بوشهر. مجله علوم زراعی/ایران. جلد ۶، شماره دوم، صفحه‌های ۱۲۷ تا ۱۳۷.
۶۰. کمالی، خ. و جلیلوند (۱۳۹۳). بررسی ترکیبات فنلی، فلاونوئیدی، آنتوسیانینی و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی عصاره‌های مختلف اندام هوایی گیاه دارویی *racocephalum kotschyi*. D دانشگاه علوم پزشکی خراسان شمالی. ۶(۳): ۶۲۷-۶۳۴.
۶۱. مجیدی، م. م.، جعفرزاده قهدریجانی، م.، رشیدی، ف. و میرلوحی، آ. ف. (۱۳۹۳). تأثیر تنش خشکی آخر فصل بر عملکرد و خصوصیات فیزیولوژیک برخی از ارقام کلزا. فرآیند و کارکرد گیاهی، جلد ۳، شماره ۹، ص ۷۰-۵۹.

۶۲. محرم نژاد، س. و ولیزاده. (۱۳۹۴). تغییرات میزان رنگدانه و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان گیاهچه‌های لوبیا چیتی (*Phaseolus vulgaris*. L) تحت تنش شوری. *اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی (علوم کشاورزی)*. ۱۶۶-۱۵۳: (۱)۹.
۶۳. مصطفوی‌راد، م. شریعتی، ف. و مصطفوی‌راد، س. (۱۳۹۱). بررسی تأثیر تاریخ کاشت بر عملکرد کمی و کیفی چهار رقم کلزای سازگار با مناطق سرد در اراک. *مجله الکترونیک تولید گیاهان زراعی*. جلد پنجم. شماره ۲: ۱۵۹-۱۶۷.
۶۴. مظفری، ک. و ح.ز. خانقاه. (۱۳۷۶). تجزیه به عامل‌ها در آفتابگردان تحت شرایط عادی و تنش آبی. *مجله علوم کشاورزی/ایران*. ۲۸ (۲): ۵۳-۶۳.
۶۵. میرزایی، م. ر. دشتی، ش. آبسالان، م. سیادت، ع. ا. و فتحی، ق. ا. (۱۳۸۹). بررسی تأثیر تاریخ کاشت بر عملکرد، اجزا عملکرد و محتوی روغن ارقام مختلف کلزا در منطقه دهلران. *مجله الکترونیک تولید گیاهان زراعی*. جلد سوم. شماره دوم. تابستان ۸۹. ص: ۱۷۶-۱۵۹.
۶۶. نادری درباغشاهی، م. ر.، ح. مدنی، س. ع.، حسینی و ح. ر. جوانمرد. (۱۳۸۹). بررسی عکس‌العمل ارقام کلزای پاییزه به قطع آبیاری در مراحل مختلف رشد. *فصلنامه علمی-پژوهشی اکوفیزیولوژی گیاهان زراعی*. جلد ۳، شماره ۲: ۱۸۵-۱۹۷.
۶۷. نادری، م. ر. نورمحمدی، ق. مجیدی، ا. درویش، ف. شیرانی راد، ا. ح. و مدنی، ح. (۱۳۸۴). بررسی عکس‌العمل گلرنگ تابستانه به شدت‌های مختلف تنش خشکی در منطقه اصفهان. *مجله علوم زراعی/ایران*. ۷ (۳): ۲۱۲-۲۲۴.
۶۸. نصرالله زاده اصل، و. یوسفی، م. قاسمی، ع و بنده حق، ع. (۱۳۹۶). عملکرد و اجزای عملکرد دانه و محتوی نسبی آب در ذرت (*Zea mays* L.) تحت تنش کمبود آب و دو گونه قارچ میکوریز. *نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار*. ۲۷ (۴): ۸۱-۹۲.
۶۹. نظامی، ا. برزویی، ا. جهانی، م. عزیزی، م. و شریف، ع. (۱۳۸۶). نشت الکترولیت‌ها به عنوان شاخصی از خسارت یخ‌زدگی در کلزا. *مجله پژوهش‌های زراعی/ایران*. جلد (۵)، شماره ۱، صفحات: ۱۶۷-۱۷۵.
۷۰. نواب‌پور، س. (۱۳۹۲). الگوی بیان ژن‌های القایی در واکنش به تنش خشکی در کلزا (*Brassica napus* L.). *مجله به‌نژادی نهال و بذر*. ۱- ۲۹. (۳): ۵۴۹-۵۳۵.
۷۱. هاشم، ه. سیدشریفی، ر. نامور، ع. (۱۳۹۵). محافظ‌های گیاهی و تنش‌های غیرزیستی، *انتشارات دانشگاه ارومیه*، ۲۵۰ صفحه.
۷۲. هنر، ت. ثابت سروستانی، ع. شمس، ش. سپاسخواه ع. و کامگار حقیقی، ع. ا. (۱۳۹۱). اثر تنش خشکی در مراحل مختلف رشد بر عملکرد دانه و اجزای عملکرد کلزا (رقم طلایه). *مجله علوم زراعی/ایران*. ۱۴ (۴): ۳۳۲-۳۲۰.

1. A.-H.-Mackerness, S., John, C. F., Jordan, B., & Thomas, B. (2001). Early signaling components in ultraviolet-B responses: distinct roles for different reactive oxygen species and nitric oxide. *Febs Letters*, 489(2-3), 237-242.
2. Abbaspour, H., and Rezaei, H. (2015). Effects of gibberellic acid on Hill reaction, photosynthetic Pigment and phenolic compounds in Moldavian dragonhead (*Dracocephalum moldavica* L.) in different drought stress levels. *Iranian Journal of Biology*, 27: 893-903.
3. Abdi, N., Darvishzadeh, R., Hatami Maleki, H., Haddadi, P., & Sarrafi, A. (2013). Identification of quantitative trait loci for relative water content and chlorophyll concentration traits in recombinant inbred lines of sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Zemdirbyste-Agriculture*, 100(2), 159-166.
4. Abdoli, A., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S., & Ghobadi, M. E. (2013). Effect of post-anthesis water deficiency on storage capacity and contribution of stem reserves to the growing grains of wheat cultivars. *Plant Knowledge Journal*, 2(3), 99.
5. Abedi, T., & Pakniyat, H. (2010). Antioxidant enzymes changes in response to drought stress in ten cultivars of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 46(1), 27-34.
6. Abrahemi .M. .Akbari .Gh. A., Akbari .Gh. A., and Samadi Firozabadi .B. (2012). Effect of sowing date on seed yield and its components of canola cultivars in varamin region in iran. *Seed and Plant* 28: 68-80.
7. Abuzeid, A. E., & Wilcockson, S. J. (1989). Effects of sowing date, plant density and year on growth and yield of Brussels sprouts (*Brassica oleracea* var. *bullata* subvar. *gemmifera*). *The Journal of Agricultural Science*, 112(3), 359-375.
8. Adams, M. W., & Grafius, J. E. (1971). Yield Component Compensation—Alternative Interpretations 1. *Crop science*, 11(1), 33-35.
9. Ahmadali, J., Khalili, M., (2006). Effect of low irrigation on yield and yield components of maize in Miandoab region. *Iranian Journal of Water Research*. 1(1), 17-28.
10. Ahmadizadeh M., Valizadeh, M., Zaefizadeh M. and Shahbazi H. (2011) “Antioxidative protection and electrolyte leakage in durum wheat under drought stress condition” *Journal of Applied Sciences Research*, 7, 3, pp 236.
11. Ahmed, C. B., Rouina, B. B., Sensoy, S., Boukhris, M., & Abdallah, F. B. (2009). Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 67(2), 345-352.
12. Ajithkumarand P., and Panneerselvam R. (2013) “Osmolyte accumulation, photosynthetic pigment and growth of *setaria italica* under drought stress” *Asian Pacific Journal*, 2, pp 220.
13. AKBARINIA, A., KHOSRAVIFARD, M., REZAEI, M. B., & SHARIFI, A. E. (2005). COMPARISON OF FALL AND SPRING CULTIVATION ON SEED YIELD OF SOME MEDICINAL PLANT UNDER IRRIGATION AND NO-IRRIGATION CONDITIONS.

14. Akram N. A., Iqbal M., Muhammad A., Ashraf M., Al-Qurainy F. and Shafiq S. (2018) "Aminolevulinic acid and nitric oxide regulate oxidative defense and secondary metabolisms in canola (*Brassica napus* L.) under drought stress" *Protoplasma*, 255, pp 163.
15. Aktas L.Y., Turkyilmaz B., Akca H. and Parlak S. (2007) "Role of abscisic acid and proline treatment on induction of antioxidant enzyme activities and drought tolerance responses of *Laurus nobilis* L. " *Grainlings.*, pp: 14.
16. Al-Barrak, K. M. (2006). Irrigation interval and nitrogen level effects on growth and yield of canola (*Brassica napus* L.). *Scientific Journal of King Faisal University*, 7(1), 87-102.
17. Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S., & Karanov, E. (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell & Environment*, 24(12), 1337-1344.
18. Al-Hassan, M., Martinez Fuertes, M., Sanchez, F. J. R., Vicente, O. and Boscaiu, M. (2015) Effects of salt and water stress on plant growth and on accumulation of osmolytes and antioxidant compounds in Cherry Tomato. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj- Napoca* 43: 1-11.
19. Allahmoradi, P., Mansourifar, C., Saidi, M. and Jalali Honarmand, S. 2013. Water deficiency and its effects on grain yield and some physiological traits during different growth stages in lentil (*Lens culinaris* L.) cultivars. *Annals of Biological Research* 4 (5): 139-145.
20. Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., & Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56. *Fao, Rome*, 300(9), D05109.
21. Alscher RG, Erturk N, Heath LS (2002) Role of superoxide dismutases in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany* 53: 1331-1341.
22. Alza, J. O., & Fernandez-Martinez, J. M. (1997). Genetic analysis of yield and related traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) in dryland and irrigated environments. *Euphytica*, 95(2), 243-251.
23. Amirkhiz, K. F., Dehaghi, M. A., Sanavy, S. A. M. M., Zadeh, A. R. R., & Heshmati, S. (2011). Effect of iron application on enzymatic activity, grain yield and oil content of safflower under water deficit conditions. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 13(3), 452-465.
24. Anderson C. M., and Kohorn B. D. (2001) "Inactivation of Arabidopsis SIP1 leads to reduced levels of sugars and drought tolerance" *Plant Physiology*, 158, pp 1215.
25. Angadi, S. V., Cutforth, H. W., McConkey, B. G., & Gan, Y. (2003). Yield adjustment by canola grown at different plant populations under semiarid conditions. *Crop Science*, 43(4), 1358-1366.
26. Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African journal of agricultural research*, 6(9), 2026-2032.

27. Anosheh, H. P., Emam, Y., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2012). Exogenous application of salicylic acid and chlormequat chloride alleviates negative effects of drought stress in wheat. *Advanced studies in Biology*, 4(11), 501-520.
28. Appel K. and Hirt H. (2004) "Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction" *Annual Review Plant Biology*, 55, pp 373.
29. Aranjuelo, I., Molero, G., Erice, G., Avice, J. C., & Nogués, S. (2011). Plant physiology and proteomics reveals the leaf response to drought in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Journal of Experimental Botany*, 62(1), 111-123.
30. Araus, J. L., Slafer, G. A., Royo, C., & Serret, M. D. (2008). Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Critical Reviews in Plant Science*, 27(6), 377-412.
31. Arazmjo, A., Heidari, M., & Ghanbari, A. (2010). The effect of water stress and three sources of fertilizers on flower yield, physiological parameters and nutrient uptake in chamomile (*Matricaria chamomilla* L.). *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, 25(4), 482-494.
32. Ardell, D. H., J. W. Brian and L. B. Alfred 2001. Tillage and nitrogen fertilization influence on grain and soil nitrogen in an annual cropping system. *Agronomy Journal*, 93: 836-841
33. Ardestani, G. H., & Rad, A. H. S. (2012). Impact of regulated deficit irrigation on the physiological characteristics of two rapeseed varieties as affected by different potassium rates. *African Journal of Biotechnology*, 11(24), 6510-6519.
34. Arnon, A. N. (1967). Method of extraction of chlorophyll in the plants. *Agronomy Journal*, 23(1), 112-121.
35. Arsalan, B. (2007). The determination of oil and fatty acid compositions of domestic and exotic safflower (*Carthamus tinctorius* L.) genotypes and their interactions. *Journal of Agronomy*, 6(3), 415-420.
36. Asada K. (2000) "The water cycle as alternative photon and electron sinks" *Philosophical Transactions of the Royal Society London Biological Sciences*, 355, pp 1419.
37. Ashraf M.Y., Azmi A.R., Khan A.H. and Ala S.A. (1994) "Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat" *Acta Physiol. Plant.*, 16, pp 185.
38. Ashraf, M. F. M. R., & Foolad, M. R. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and experimental botany*, 59(2), 206-216.
39. Ashrafi, E., & Razmjoo, K. (2010). Effects of priming on seed germination and field emergence of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Seed Science and Technology*, 38(3), 675-681.
40. Aslam, M. N., Nelson, M. N., Kailis, S. G., Bayliss, K. L., Speijers, J., & Cowling, W. A. (2009). Canola oil increases in polyunsaturated fatty acids and decreases in oleic acid in drought-stressed Mediterranean-type environments. *Plant Breeding*, 128(4), 348-355.
41. Aspinall, D., and L. Paleg. 1981. Proline accumulation: Physiological aspects. Pages 215-228 in L. G. Paleg and D., Spinal, eds. *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Academic Press, Sidney

42. Atteya, A. M. (2003). Alteration of water relations and yield of corn genotypes in response to drought stress. *Bulg. J. Plant Physiol*, 29(1-2), 63-76.
43. Awari, V. R., Dalvi, U. S., Lokhande, P. K., Pawar, V. Y., Mate, S. N., Naik, R. M., & Mhase, L. B. (2017). Physiological and biochemical basis for moisture stress tolerance in chickpea under pot study. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 6(5), 1247-1259.
44. Ayvazi, M., Sajedi, S., Gharayazi, N., & Jirani, M. (2010). Effects of water stress on characteristics of different corn hybrids. *Journal of Agricultural new findings*, 3, 75-286.
45. Badri, A. R., Rad, A. S., Zadeh, S. S., & Bitaraftan, Z. (2012). Sowing date effect on spring safflower cultivars. *International Journal of Science and Advanced Technology*, 1(9), 26-32.
46. Baghalian, K., Abdoshah, S., Khalighi-Sigaroodi, F., & Paknejad, F. (2011). Physiological and phytochemical response to drought stress of German chamomile (*Matricaria recutita* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 49(2), 201-207.
47. Bagheri, A. R. (2010). The effect of drought stress on yield, yield components and ion contents of four wheat cultivars.
48. Bahrani, A. and Pourreza, J. (2016). Effect of alternate furrow irrigation and potassium fertilizer on seed yield, water use efficiency and fatty acids of rapeseed. *Idesia Journal*. 34 (2): 35-41.
49. Bailly, C. (2004). Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *Seed Science Research*, 14(2), 93-107.
50. Bañuelos, G. S., Bryla, D. R., & Cook, C. G. (2002). Vegetative production of kenaf and canola under irrigation in central California. *Industrial crops and products*, 15(3), 237-245.
51. Baradaran, R., M. Shokhmgar, Gh. Mousavi and E. Arazmjo. (2013). Effects of irrigation regime and nitrogen on yield and grain component yield of fenugreek. *J. Hort. Sci.* 27(3): 295-300.
52. Barandeh F, Kavousi HR, Pourseyedi SH (2014). Activity of antioxidant enzymes, PAL and prolin content of lentil seedlings under cadmium stress. 1th Conference on New Finding in Environment and Agriculture Ecosystems. Tehran, Iran.
53. Bartels, D., & Souer, E. (2004). Molecular responses of higher plants to dehydration. In *Plant responses to abiotic stress* (pp. 9-38). Springer, Berlin, Heidelberg.
54. Barthet, V. J. (2016). Canola: Overview. Reference Module in Food Science. Reviewed 8 January 2016. 5p.
55. Bashir, M. U., Akbar, N., Iqbal, A., & Zaman, H. (2010). Effect of different sowing dates on yield and yield components of direct seeded coarse rice (*Oryza sativa* L.). *Pak. J. Agri. Sci*, 47(4), 361-365.
56. Basu, S., Roychoudhury, A., Saha, P. P., & Sengupta, D. N. (2010). Differential antioxidative responses of indica rice cultivars to drought stress. *Plant Growth Regulation*, 60(1), 51.
57. Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207.

58. Baydar, H. (2000). The oil synthesis, the quality and the importance of the breeding for improved quality in the plants. *Ekin*, 4, 50-57.
59. Bazrafshan, A. H., & Ehsanzadeh, P. (2016). Evidence for differential lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in *Sesamum indicum* L. genotypes under NaCl salinity. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 18(1), 202-222.
60. Bazzazi, N., Khodambashi, M., & Mohammadi, S. (2013). The effect of drought stress on morphological characteristics and yield components of medicinal plant fenugreek. *Isfahan University of Technology-Journal of Crop Production and Processing*, 3(8), 11-23.
61. Bechoff, A., Westby, A., Owori, C., Menya, G., Dhuique-Mayer, C., Dufour, D., & Tomlins, K. (2010). Effect of drying and storage on the degradation of total carotenoids in orange-fleshed sweetpotato cultivars. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 90(4), 622-629.
62. Ben Ahmed Ch., Ben Rouina B., Sensoy S., Boukhris M. and Ben Abdallah, F. (2009) "Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes" *Environmental and Experimental Botany*, 67, 2, pp 345.
63. Berquin, I. M., Edwards, I. J., & Chen, Y. Q. (2008). Multi-targeted therapy of cancer by omega-3 fatty acids. *Cancer letters*, 269(2), 363-377.
64. Berry, E.M. and R.S. Rivlin. (1997). Dietary fatty acids in the management of diabetes mellitus. *American Journal of Clinical Nutrition*. 66(4): 991-997.
65. Bert, P. F., Jouan, I., De Labrouhe, D. T., Serre, F., Philippon, J., Nicolas, P., & Vear, F. (2003). Comparative genetic analysis of quantitative traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.). 2. Characterisation of QTL involved in developmental and agronomic traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 107(1), 181-189.
66. Bettaieb, I., Zakhama, N., Wannes, W. A., Kchouk, M. E., & Marzouk, B. (2009). Water deficit effects on *Salvia officinalis* fatty acids and essential oils composition. *Scientia horticulturae*, 120(2), 271-275.
67. Beyyavas, V., Haliloglu, H., Copur, O., & Yilmaz, A. (2011). Determination of seed yield and yield components of some safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars, lines and populations under the semi-arid conditions. *African Journal of Biotechnology*, 10(4), 527-534.
68. BirunAra, A., Shekari, F., Hassanpouraghdam, M. B., Khorshidi, M. B., & Esfandyari, E. (2011). Effects of water deficit stress on yield, yield components and phenology of canola (*Brassica napus* L.) at different growth stages. *J Food Agric Environ*, 9(3-4), 506-509.
69. Blokhina OK, Fagerstedt V. 2010. Oxidative metabolism, ROS and NO under oxygen deprivation. *Plant Physiology and Biochemistry* 48(5), 359-373.
70. Blokhina, O., Virolainen, E., & Fagerstedt, K. V. (2003). Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of botany*, 91(2), 179-194.
71. Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica*, 100(1-3), 77-83.

72. Blum, A., & Jordan, W. R. (1985). Breeding crop varieties for stress environments. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2(3), 199-238.
73. Bohnert H. J., Nelson D.E. and Jensen R.G. (1995) "Adaptations to environmental stresses" *Plant Cell*. 7, pp 1099.
74. Bor, M., Özdemir, F., & Türkan, I. (2003). The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. *Plant Science*, 164(1), 77-84.
75. Boroujerdnia M., Bihamta M., AlamiSaid K. and Abdossi V. (2016) "Effect of drought tension on proline content, soluble carbohydrates, electrolytes leakage and relative water content of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) " *J. Plant Growth Physiol.*, 29, pp 23.
76. Bouchereau, A., Clossais-Besnard, N., Bensaoud, A., Leport, L., & Renard, A. M. (1996). Water stress effects on rapeseed quality. *European Journal of Agronomy*, 5(1-2), 19-30.
77. Brown J.E., Khodr H., Hider R.C. and Rice-Evans C.A. (1998) "Structural dependence of flavonoid interactions with Cu²⁺ ions: Implications for their antioxidant properties" *Biochem. J.*, 330, pp 1173.
78. Bruce, W. B., Edmeades, G. O., & Barker, T. C. (2002). Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of experimental botany*, 53(366), 13-25.
79. Buchert, J., Koponen, J. M., Suutarinen, M., Mustranta, A., Lille, M., Törrönen, R., & Poutanen, K. (2005). Effect of enzyme-aided pressing on anthocyanin yield and profiles in bilberry and blackcurrant juices. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 85(15), 2548-2556.
80. Burton, W. A., Ripley, V. L., Potts, D. A., & Salisbury, P. A. (2004). Assessment of genetic diversity in selected breeding lines and cultivars of canola quality *Brassica juncea* and their implications for canola breeding. *Euphytica*, 136(2), 181-192.
81. Canola Council of Canada. 1990. Chapter 3, growth stages. <http://www.canada.council.org>.
82. Cao G., Sofic E. and Prior R.L. (1997) "Antioxidant and prooxidant behavior of flavonoids: Structure-activity relationships" *Free Radic. Biol. Med.* 22, pp 749.
83. Cárcova, J., Maddonni, G. A., & Ghersa, C. M. (1998). Crop water stress index of three maize hybrids grown in soils with different quality. *Field Crops Research*, 55(1-2), 165-174.
84. Cavalcanti, F. R., Lima, J. P. M. S., Ferreira-Silva, S. L., Viégas, R. A., & Silveira, J. A. G. (2007). Roots and leaves display contrasting oxidative response during salt stress and recovery in cowpea. *Journal of plant physiology*, 164(5), 591-600.
85. Chalker-Scott, L. (2002). Do anthocyanins function as osmoregulators in leaf tissues. *Advances in Botanical Research*, 37, 104-129.
86. Champoliver L and Merrien A. (2002). Effect of water stress applied at different growth stages to Brassical naps, yield components and seed quality. *European Journal of Agronomy*, 5: 153-160.
87. Chandrasekhar, J., Madhusudhan, M. C., & Raghavarao, K. S. M. S. (2012). Extraction of anthocyanins from red cabbage and purification using adsorption. *Food and bioproducts processing*, 90(4), 615-623.

88. Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional plant biology*, 30(3), 239-264.
89. Cheema, M. A., Malik, M. A., Hussain, A., Shah, S. H., & Basra, S. M. A. (2001). Effects of time and rate of nitrogen and phosphorus application on the growth and the seed and oil yields of canola (*Brassica napus* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 186(2), 103-110.
90. Chen, C., Jackson, G., Neill, K., Wichman, D., Johnson, G., & Johnson, D. (2005). Determining the feasibility of early seeding canola in the northern Great Plains. *Agronomy Journal*, 97(4), 1252-1262.
91. Choinski J.S. and Johnson M. (1993) “Changes in photosynthesis and water status of developing leaves of *Brachystegia spiciformis* Benth” *Tree Physiol.* 13, pp 17.
92. Choudhury, F. K., Rivero, R. M., Blumwald, E., & Mittler, R. (2017). Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *The Plant Journal*, 90(5), 856-867.
93. Çiçek, N., & Çakırlar, H. (2002). The effect of salinity on some physiological parameters in two maize cultivars. *Bulg. J. plant physiol*, 28(1-2), 66-74.
94. Claudia Castaneda Saucedo, M., Delgado Alvarado, D., Cordova Tellez, L., Gonzalez Hernandez, V., Tapia-Campos, E. and Santacruz Varela, A. 2012. Changes in carbohydrate concentration in leaves, pods and seeds of dry bean plants under drought stress. *Interciencia* 37 (3): 168-175
95. Collins, A. R. (2001). Carotenoids and genomic stability. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 475(1-2), 21-28.
96. Cramer, G. R. (2002). Response of abscisic acid mutants of *Arabidopsis* to salinity. *Functional plant biology*, 29(5), 561-567.
97. Crowe J. H., Hoekstra F.A. and Crowe L.M. (1992) “Anhydrobiosis” *Ann. Rev. Physiol.*, 54, pp 579.
98. Dadashi, N., & Khajehpour, M. R. (2004). Effects of planting date and cultivar on growth, yield components and seed yield of safflower in Isfahan. *JWSS-Isfahan University of Technology*, 8(3), 95-112.
99. Dadrasan, M., Chaichi, M. R., Pourbabaee, A. A., Yazdani, D., & Keshavarz-Afshar, R. (2015). Deficit irrigation and biological fertilizer influence on yield and trigonelline production of fenugreek. *Industrial Crops and Products*, 77, 156-162.
100. Dai, H. P., Shan, C. J., Wei, A. Z., Yang, T., Sa, W. Q., & Feng, B. L. (2012). Leaf senescence and photosynthesis in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv] varieties exposed to drought conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 6(2), 232.
101. Dalal V.K. and Tripathy B.C. (2012) “Modulation of chlorophyll biosynthesis by water stress in rice seedlings during chloroplast biogenesis” *Plant Cell Environ.*, 35, 9, pp 1685.
102. Daneshmand, A. R., Rad, A. S., & Ardakani, M. R. (2006). Evaluation of water deficit stress on tolerance of spring rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes. *Agronomy Research*, 1(1), 48-60.
103. Davoudi, A., Mirshekari, B., Shirani Rad, A.H., Farashvash, F., Rashidi, V., (2016). Investigate the effect of selenium application on quantity and quality of oil yield in canola cultivars under delayed planting conditions. *crop physiology journal* 8, 129-143.

104. De la Vega, A. J., & Hall, A. J. (2002). Effects of Planting Date, Genotype, and Their Interactions on Sunflower Yield: I. Determinants of Oil-Corrected Grain Yield. *Crop Science*, 42(4), 1191-1201.
105. Dehshiri, O., & Paknyat, H. (2014). Evaluation of oilseed rape genotypes (*Brassica napus* L.) based on chlorophyll and carotenoids contents and antioxidant enzymes under drought stress conditions. *Isfahan University of Technology-Journal of Crop Production and Processing*, 3(10), 69-77.
106. Deihimfard, R., Eyni-Nargeseh, H., & Mokhtassi-Bidgoli, A. (2018). Effect of future climate change on wheat yield and water use efficiency under semi-arid conditions as predicted by APSIM-wheat model. *International Journal of Plant Production*, 12(2), 115-125.
107. Demiral, T., & Türkan, I. (2005). Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. *Environmental and experimental botany*, 53(3), 247-257.
108. Di Paolo, E., & Rinaldi, M. (2008). Yield response of corn to irrigation and nitrogen fertilization in a Mediterranean environment. *Field Crops Research*, 105(3), 202-210.
109. Diepenbrock, W. (2000). Yield analysis of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): a review. *Field Crops Research*, 67(1), 35-49.
110. Din, J., Khan, S. U., Ali, I., & Gurmani, A. R. (2011). Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. *J Anim Plant Sci*, 21(1), 78-82.
111. Dos Santos, C.M., Verissino, V., Wanderley Filho, H.C.L., Ferreira, V.M., Cavalcante, P.G.S., Rolim, E.V. 2013. Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Ind. Crop. Prod.* 41: 203–213.
112. Dreccer, M. F., Schapendonk, A. H. C. M., Slafer, G. A., & Rabbinge, R. (2000). Comparative response of wheat and oilseed rape to nitrogen supply: absorption and utilisation efficiency of radiation and nitrogen during the reproductive stages determining yield. *Plant and soil*, 220(1-2), 189-205.
113. Drunasky, N., & Struve, D. K. (2005). *Quercus macrocarpa* and *Q. prinus* physiological and morphological responses to drought stress and their potential for urban forestry. *Urban Forestry & Urban Greening*, 4(1), 13-22.
114. Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. T., & Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, 28(3), 350-356.
115. Ebrahimian, E., & Bybordi, A. (2012). Influence of ascorbic acid foliar application on chlorophyll, flavonoids, anthocyanin and soluble sugar contents of sunflower under conditions of water deficit stress. *J Food Agric Environ*, 10, 1026-1030.
116. Edreva, A. (2005). Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts: a submolecular approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 106(2-3), 119-133.
117. Egli, D.B. 2004. Seed-Fill Duration and Yield of Grain Crops. *Adv Agron.* 83: 243- 279.

118. EHTESHAMI, S., TEHRANI, A. A., & Samadi, B. (2016). Effect of planting date on some phenological and morphological characteristics, yield and yield components of five rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars.
119. El-Tayeb, M. A. (2005). Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regulation*, 45(3), 215-224.
120. Emadi, N., Balouchi, H. R., & JAHAN, B. S. (2012). Effect of drought stress and plant density on yield, yield components and some morphological characters of pinto bean (cv. CO S16) in Yasouj region.
121. Enjalbert, J. N., Zheng, S., Johnson, J. J., Mullen, J. L., Byrne, P. F., & McKay, J. K. (2013). Brassicaceae germplasm diversity for agronomic and seed quality traits under drought stress. *Industrial Crops and Products*, 47, 176-185.
122. Epplin, F. M., Hossain, I., & Krenzer Jr, E. G. (2000). Winter wheat fall–winter forage yield and grain yield response to planting date in a dual-purpose system. *Agricultural Systems*, 63(3), 161-173.
123. Esfandiari, E., Shekari, F., Shekari, F., & Esfandiari, M. (2007). THE EFFECT OF SALT STRESS ON ANTIOXIDANT ENZYMES'ACTIVITY AND LIPID PEROXIDATION ON THE WHEAT SEEDLING. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 35(1), 48.
124. Eskandari M and Astaraee A. (2007). Effect of different organic matter on growth characteristics and total biomass and seed weight of chickpea. *Iranian Journal of Agricultural Research*. 5(1):1-19.
125. Eslam, B. P. (2011). Study of possibility of delayed planting of oilseed rape (*Brassica napus* L.) in East Azarbaijan in Iran. *Seed and plant production journal*, 27(3).
126. Falk, K. L., Tokuhisa, J. G., & Gershenzon, J. (2007). The effect of sulfur nutrition on plant glucosinolate content: physiology and molecular mechanisms. *Plant Biology*, 9(5), 573-581.
127. FALLAH, H. M., Yadavi, A. R., MOVAHHEDI, D. M., & Balouchi, H. R. (2011). Evaluation of oil, protein and grain yield of canola cultivars in different planting date in Yasouj region.
128. FAO, 2007. Agricultural Data, FAOSTAT. Available at Food and Agriculture Organization of the United Nations. [Http://faostat.fao.org/faostat/collections](http://faostat.fao.org/faostat/collections).
134. Fanaei, H., Gh. Akbari-Moghadam, Gh. Kaikha, M. R. Naroueirad and S. S. Modarres-Najaf-Abadi.(2006). Effect of harvesting time on yield and yield components of oil seed rape cultivars in Sistan region.Seed Plant J. 23(1): 59-74. (In Persian with English abstract).
129. Faraji, A., Latifi, N., Soltani, A., & Rad, A. H. S. (2009). Seed yield and water use efficiency of canola (*Brassica napus* L.) as affected by high temperature stress and supplemental irrigation. *Agricultural Water Management*, 96(1), 132-140.
130. Farhangi-Abriz S. and Ghassemi-Golezani K. (2018) “How can salicylic acid and jasmonic acid mitigate salt toxicity in soybean plants? ” *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 147, pp 1010.
131. Farooq, M. S. M. A., Basra, S. M. A., & Hafeez, K. (2006). Seed invigoration by osmohardening in coarse and fine rice. *Seed Science and Technology*, 34(1), 181-187.

132. Farooq, M., Basra, S. M. A., Wahid, A., Ahmad, N., & Saleem, B. A. (2009). Improving the drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by exogenous application of salicylic acid. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(4), 237-246.
133. FATHI, A. K., AMINI, D. M., & HESHMATI, S. (2015). Study the effect of iron chelate on Chlorophyll content, Photochemical efficiency and some biochemical traits in Safflower under deficit irrigation condition.
134. Fathi, G., Moradi-Telavat, M. R., and Naderi Arefi, A. 2010. Rapeseed Physiology. Shahid Chamran University Press, Ahvaz, Iran.
135. Fayyaz-ul-Hassan, H. A., Cheema, M. A., & Manaf, A. (2005). Effects of environmental variation on oil content and fatty acid composition of canola cultivars. *J Res (Sci)*, 16(2), 65-72.
136. Ferrat, I. L., and C. J. Loyal. 1999. Relation between relative water content, nitrogen pools, and growth of *p. vulgaris* and *P. acutifolius* during water deficit. *Crop Sci.* 39:467-474.
137. Fieldsend, J. K., Murray, F. E., Bilsborrow, P. E., Milford, G. F. J., & Evans, E. J. (1991). Glucosinolate accumulation during seed development in winter sown oilseed rape (*B. napus*). In *Proceedings of 8th International Rapeseed Congress* (pp. 686-694).
138. Flagella, Z., Rotunno, T., Tarantino, E., Di Caterina, R., & De Caro, A. (2002). Changes in seed yield and oil fatty acid composition of high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids in relation to the sowing date and the water regime. *European journal of agronomy*, 17(3), 221-230.
139. Franzens, K. (2000). The Revival the Green –Gold. Published in the scientific magazin. — UNI –ZEIT.
140. Gamble, P. E., & Burke, J. J. (1984). Effect of water stress on the chloroplast antioxidant system: I. Alterations in glutathione reductase activity. *Plant Physiology*, 76(3), 615-621.
141. Gan, Y., Angadi, S. V., Cutforth, H., Potts, D., Angadi, V. V., & McDonald, C. L. (2004). Canola and mustard response to short periods of temperature and water stress at different developmental stages. *Canadian Journal of Plant Science*, 84(3), 697-704.
142. Garriga, M., Retamales, J. B., Romero-Bravo, S., Caligari, P. D., & Lobos, G. A. (2014). Chlorophyll, anthocyanin, and gas exchange changes assessed by spectroradiometry in *Fragaria chiloensis* under salt stress. *Journal of integrative plant biology*, 56(5), 505-515.
143. Garsid, A. 2004. Sowing time effects on the development, yield and oil of flaxseed in semi arid tropical. *Aust. J. Prod. Agric.* 23: 607-612.
144. Garside, A. L. (1984). Sowing time effects on the development, yield and oil characteristics of irrigated sunflower (*Helianthus annuus*) in semi-arid tropical Australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 24(124), 110-119.
145. Gaspar, T., Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J. F., & Dommes, J. (2002). Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation*, 37(3), 263-285.
146. Gecgel, U., Demirci, M., Esendal, E., & Tasan, M. (2007). Fatty acid composition of the oil from developing seeds of different varieties of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 84(1), 47-54.

147. Ghasemian-Ardestani, H. (2019). Evaluation of agro -ophysiological response of selected rapeseed cultivars to different temperature and humidity regimes for adaptation to climate change. Ph.D. Thesis in Agroecology, Ferdowsi University of Mashhad. (134)
148. Ghassemi-Golezani, K., Abriz, S. F., Hassannejad, S., & Hassanpour-Bourkheili, S. (2014). Some physiological responses of mung-bean at different plant densities to water deficit. *International Journal of Biosciences (IJB)*, 4(12), 19-26.
149. Ghobadi, M., Bakhshandeh, M., Fathi, G., Gharineh, M. H., Alami-Said, K., Naderi, A., & Ghobadi, M. E. (2006). Short and long periods of water stress during different growth stages of canola (*Brassica napus* L.): effect on yield, yield components, seed oil and protein contents. *Journal of Agronomy*.
150. Gholinezhad, E., Aynaband, A., HASSANZADE, G. A., Noormohamadi, G., & Bernousi, I. (2012). Effects of drought stress, nitrogen amounts and plant densities on grain yield, rapidity and period of grain filing in sunflower.
151. Ghorbanli, M., Ahmadi, F., Monfared, A., & Khaniki, G. B. (2012). Effect of salt stress and its interaction with ascorbate on catalase, ascorbate peroxidase activity, proline and malondialdehyde in *Cuminum cyminum* L. four weeks after germination. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, 28(1).
152. Ghorbanli, M., Gafarabad, M., Amirkian, T. A. N. N. A. Z., & ALLAHVERDI, M. B. (2013). Investigation of proline, total protein, chlorophyll, ascorbate and dehydroascorbate changes under drought stress in Akria and Mobil tomato cultivars.
153. Gilani, A. A., Siadat, S. A., Alami-Saeed, K., Bakhshandeh, A. M., Moradi, F., & Seidnejad, M. (2009). Effect of heat stress on grain yield stability, chlorophyll content and cell membrane stability of flag leaf in commercial rice cultivars in Khuzestan. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 11(1), 82-100.
154. Gregersen, P. L., & Holm, P. B. (2007). Transcriptome analysis of senescence in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biotechnology Journal*, 5(1), 192-206.
155. Guidi, L., Degl'Innocenti, E., Remorini, D., Massai, R., & Tattini, M. (2008). Interactions of water stress and solar irradiance on the physiology and biochemistry of *Ligustrum vulgare*. *Tree Physiology*, 28(6), 873-883.
156. Gul, H., Ahmad, R., Hamayun, M., Sayyed, A., Qasim, M., Shabeena, (2014). Growth performance of canola grown under different salinity regimes. *International Journal of Emerging Technology and Advanced Engineering*. 8(4), 59-68.
157. Gunasekera, C.P., Martin, L.D., Siddique, K.H.M., and Walton, G.H. (2006). Genotype by environment interactions of Indian mustard (*Brassica juncea* L.) and canola (*B. napus* L.) in Mediteranean-type environments. *Crop growth and seed yield. Europ. J. Agron.* 25:1-12.
158. Gunstone, F. D. (Ed.). (2004). Rapeseed and canola oil: production, processing, properties and uses. CRC Press.
159. Guo Y.Y. , Yu H.Y. , Yang M.M. , Kong D.S. and Zhang Y.J. (2018) “Effect of Drought Stress on Lipid Peroxidation, Osmotic Adjustment and Antioxidant Enzyme Activity of Leaves and Roots of *Lycium ruthenicum* Murr” *Seedling Russian Journal of Plant Physiology*, 65, pp 244.

160. Guo, G., Ge, P., Ma, C., Li, X., Lv, D., Wang, S., ... & Yan, Y. (2012). Comparative proteomic analysis of salt response proteins in seedling roots of two wheat varieties. *Journal of Proteomics*, 75(6), 1867-1885.
161. Guo, Z., Ou, W., Lu, S. Y., & Zhong, Q. (2006). Differential responses of antioxidative system to chilling and drought in four rice cultivars differing in sensitivity. *Plant Physiology and Biochemistry*, 44(11-12), 828-836.
162. Gupta, S. K., & Pratap, A. (2007). History, origin, and evolution. *Advances in botanical research*, 45, 1-20.
163. Gutierrez MN and Ruiz Diaz DA, (2015). Evaluation of secondary and micronutrients for soybean production in Kansas. Kansas Agriculture Experiment Station Research Reports 1 (3): 1-6.
164. H. Ohkawa, N. Ohishi, Y. Yagi. (1979). Assay of lipid peroxides in tissues by thiobarbituric acid reaction. *Ann. Biochem.*95: 51-358.
165. Habekotté, B. (1993). Quantitative analysis of pod formation, seed set and seed filling in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) under field conditions. *Field Crops Research*, 35(1), 21-33.
166. Habibi, D., OROOJNIA, S., FATOLLAH, T. D., PAZOKI, A., & Davoodifard, M. (2013). Antioxidants and yield evaluation of sugar beet genotypes under drought stress.
167. Habibi, D., Taleghani, D.F., Oroojnia, S., (2011). Physiological Evaluation of Sugar Beet Genotypes under Drought Stress. International Conference on Chemical Engineering and Applications, Singapore. IPCBEE, pp. 96-101.(440)
168. Halder, K. P., & Burrage, S. W. (2004). Effect of drought stress on photosynthesis and leaf gas exchange of rice grown in nutrient film technique (NFT). *Pakistan journal of biological sciences*, 7(4), 563-565.
169. Halliwell, B. (1999). Antioxidant defence mechanisms: from the beginning to the end (of the beginning). *Free radical research*, 31(4), 261-272.
170. Halvorson, A. D., Wienhold, B. J., & Black, A. L. (2001). Tillage and nitrogen fertilization influence grain and soil nitrogen in an annual cropping system. *Agronomy Journal*, 93(4), 836-841. 120
171. Hammer, G. L., Dong, Z., McLean, G., Doherty, A., Messina, C., Schussler, J., & Cooper, M. (2009). Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the US corn belt?. *Crop Science*, 49(1), 299-312.
172. Hamzei, J., & Soltani, J. (2012). Deficit irrigation of rapeseed for water-saving: Effects on biomass accumulation, light interception and radiation use efficiency under different N rates. *Agriculture, ecosystems & environment*, 155, 153-160.
173. Han, H. S., & Lee, K. D. (2005). Plant growth promoting rhizobacteria effect on antioxidant status, photosynthesis, mineral uptake and growth of lettuce under soil salinity. *Res J Agric Biol Sci*, 1(3), 210-215.
174. Harborne J. B. and Williams C.A. (2000) Advances in flavonoid research since 1992” *Phytochem*, 55, pp 481.
175. Hare, P.D. and Cress, W.A. 2007. Metabolic implications of stress-induced accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* 21:79-103.

176. Hasanloo, T., Eskandari, S., & Najafi, F. (2015). The role of Chitosan (low molecular weight) on elevation of flavonolignans production in *Silybum marianum* hairy root culture.
177. Hasanzadeh, M., NADERI, D. M., & SHIRANI, R. A. (2006). Evaluation of drought stress effects on yield and yield components of autumn rapeseed varieties in Isfahan region.
178. Hassanpour H. and Niknam V. (2014) "Effect of water deficit stress on growth and antioxidant enzyme activity of *Mentha pulegium* L. at flowering stage" *Plant Proc. Funct. J.*, 3, pp 25.
179. Hatamvand, M., Hasanloo, T., Dehghan Nayeri, F., Shiranirad, A. H., Tabatabaei, S. A., & Hosseini, S. M. (2015). Evaluation of some physiological and biochemical indices of canola cultivars in response to drought stress. *Environmental Stresses in Crop Sciences*.
180. Hawrylak-Nowak, B. (2008) Enhanced selenium content in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) by foliar fertilization. *Vegetable Crops Research Bulletin* 69: 63-72.
181. Heath, R. L., & Packer, L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of biochemistry and biophysics*, 125(1), 189-198.
182. Heidary Y, Moaveni P. 2009. Study of Drought stress on accumulation and proline among aba in different genotypes forage corn. *Research Journal of Biological Sciences*. 4:1121- 1124.
183. Hernández, I., Alegre, L., & Munné-Bosch, S. (2004). Drought-induced changes in flavonoids and other low molecular weight antioxidants in *Cistus clusii* grown under Mediterranean field conditions. *Tree physiology*, 24(11), 1303-1311.
184. Hocking, P. J., & Stapper, M. (2001). Effects of sowing time and nitrogen fertiliser on canola and wheat, and nitrogen fertiliser on Indian mustard. I. Dry matter production, grain yield, and yield components. *Australian Journal of Agricultural Research*, 52(6), 623-634.
185. Hoekstra F.A, Golovina E.A. and Buitink J. (2001) "Mechanisms of plant desiccation tolerance" *Trends in Plant Science*, 6, 9, pp 431.
186. Hojati M., Modarres-Sanavy S.M.M., Karimi M. and Ghanati F. (2011) "Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* under water deficit stress" *Acta Physiol. Plant.*, 33, 1, pp 105.
187. Holton T. A. and Cornish E.C. (1995) "Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis" *Plant Cell*. 9, pp 1071.
188. Hoseinzadeh, B., Esehaghbeygi, A., & Raghmi, N. (2010). Silique picking force for canola. *International Journal of Agriculture and Biology*, 12(4), 632-634.
189. Hosseini S. M, Hasanloo T. and Mohammadi S. (2015) "Physiological characteristics, antioxidant enzyme activities, and gene expression in 2 spring canola (*Brassica napus* L.) cultivars under drought stress conditions" *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 39, pp 413.
190. HOSSEINI, M., & HASSIBI, P. (2011). Effects of water deficit stress on several quantitative and qualitative characteristics of canola (*Brassica napus* L.) cultivars. *Notulae Scientia Biologicae*, 3(3), 120-125.

191. Hossinzadeh, S. R., Salimi, A., Ganjeali, A., & Ahmadpour, R. (2015). Effects of foliar application of methanol on biochemical characteristics and antioxidant enzyme activity of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress. *Iranian Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 1(1), 17-30.
192. Hu, X., Zhang, A., Zhang, J., & Jiang, M. (2006). Absciscic acid is a key inducer of hydrogen peroxide production in leaves of maize plants exposed to water stress. *Plant and Cell Physiology*, 47(11), 1484-1495.
193. Jafarzadeh, L., Omid, H., & Bostani, A. A. (2013). Effect of drought stress and bio-fertilizer on flower yield, photosynthesis pigments and proline content of marigold (*Calendula officinalis* L.). *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, 29(3).
194. Jaleel, C. A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2007). Water deficit stress mitigation by calcium chloride in *Catharanthus roseus*: Effects on oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 60(1), 110-116.
195. Javidfar, F., Reipley, F. Zeinaly, H. Abdmishani, S. Shah Nejat Boushehri, A. A. Tavakol Afshari, R. Alizadeh, B. and Jafarieh, E. (2007). Heritability of fatty acids composition in spring oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Journal of Agriculture and Science*, 17(3): 57-64. (In Persian with English Summary).
196. Javidfar, F., Roody, D. and Rahmanpour, S. 2001. Canola Production. Oilseed Research Dept, Seed and Plant Improvement Ins. Press. Pp.19. (In Persian).
197. Jensen C.R., Mogensen V.O., Mortensen G., Fieldsend J.K., Milford G.F.J., Andersen M.N. and Hage J.H. (1996) "Seed glucosinolate, oil and protein contents of fieldgrown rape (*Brassica napus* L.) affected by soil drying evaporation demand" *Field Crop Research*, 47, pp 93.
198. Jiang Y. and Huang B. (2001) "Osmotic adjustment and root growth associated with drought preconditioning-enhanced heat tolerance in Kentucky bluegrass" *Crop Science*. 41, pp 1168.
199. Johari-Pireivatlou M. (2010) "Effect of soil water stress on yield and proline content of four wheat lines" *Afr. J. Biotechnol.*, 9, pp 36.
200. Johnson, S. M., Doherty, S. J., & Croy, R. R. D. (2003). Biphasic superoxide generation in potato tubers. A self-amplifying response to stress. *Plant Physiology*, 131(3), 1440-1449.
201. Jose M. and Eristinaperez Gomez M. (1999) "Antioxidant Enzymes and Human Disease" *chemical Biochemistry*, 32, 8, pp 595.
202. Jubany-Marí T., Munné-Bosch S. and Alegre L. (2010) "Redox regulation of water stress responses in field-grown plants. Role of hydrogen peroxide and ascorbate" *Plant Physiology and Biochemistry*, 48, 5, pp 351.
203. Kadivar, S., Ghavami, M., Gharachorloo, M., & Delkhosh, B. (2010). Chemical evaluation of oil extracted from different varieties of colza.
204. Kalantar Ahmadi, S. A., Ebadi, A., Jahanbakhsh, S., Daneshian, J., & Siadat, S. A. (2014). Effects of water stress and nitrogen on changes of some amino acids and pigments in canola. *Bulletin of Environment, pharmacology and Life Sciences*, 4, 114-122.

205. Kaya, M. D., Ipek, A., & ÖZTÜRK, A. (2003). Effects of different soil salinity levels on germination and seedling growth of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 27(4), 221-227.
206. Keiller, D. R., & Morgan, D. G. (1988). Distribution of 14 carbon-labelled assimilates in flowering plants of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *The Journal of Agricultural Science*, 111(2), 347-355.
207. Khajepour, M. R. (2001). principals and Essentials of crop production. *Jihad-University Press. Isfahan University*, 201.
208. Khalilzadeh, R., Seyedsharifian, R., Jalilian, J., (2017). Interaction of cycocel and biological fertilizers on yield and agrophysiologi characteristics of wheat. *Environmental Stresses in Crop Science*. 10(3), 425-443. [In Persian with English summary].
209. Khan, M. A., Ashraf, M. Y., Mujtaba, S. M., Shirazi, M. U., Khan, M. A., Shereen, A., ... & Kaleri, G. M. (2010). Evaluation of high yielding canola type Brassica genotypes/mutants for drought tolerance using physiological indices as screening tool. *Pak. J. Bot*, 42(6), 3807-3816.
210. Khan, N., Bano, A., Rahman, M. A., Rathinasabapathi, B., & Babar, M. A. (2019). UPLC-HRMS-based untargeted metabolic profiling reveals changes in chickpea (*Cicer arietinum*) metabolome following long-term drought stress. *Plant, cell & environment*, 42(1), 115-132.
211. Khaninejad, S., Kafi, M., KHAZAEI, H., Shabahang, J., & Nabati, J. (2013). EVALUATION OF NITROGEN AND PHOSPHOROUS LEVELS ON FORAGE YIELD AND CHARACTERISTICS OF KOCHIA SCOPARIA IN IRRIGATING WITH TWO SALINE WATERS.
212. Khanna-Chopra, R., & Selote, D. S. (2007). Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than-susceptible wheat cultivar under field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 60(2), 276-283.
213. Khatamain, O. S., MODARES, S. S., Ghanati, F., & Mostavafi, M. (2011). Evaluation of yield, its components and some morphological traits of sixteen rapeseed oil cultivars in arak region.
214. Khayatnezhad M., Zaeifizadeh M. and Gholamin R. (2011) "Effect of end-season drought stress on chlorophyll fluorescence and content of antioxidant enzyme superoxide dismutase enzyme (SOD) in susceptible and tolerant genotypes of durum wheat" *African Journal of Agricultural Research*, 6, 30, pp 6397.
215. Khazaei Z. and Estaji A. (2020) "Effect of foliar application of ascorbic acid on sweet pepper (*Capsicum annuum*) plants under drought stress" *Acta Physiol Plant*, 42, pp 118.
216. Khodabin G. Tahmasebi-Sarvestani Z., Shirani Rad A.H. and Mohammad Modarres-Sanavy S.A. (2020) "Effect of Drought Stress on Certain Morphological and Physiological Characteristics of a Resistant and a Sensitive Canola Cultivar" *Chem. Biodiver.*, 17, pp 19003.
217. Khosravi, M., Moosavi, S. G., & Seghatoleslami, M. J. (2014). Effect of irrigation interval, nitrogen fertilizer rate and plant density on morphological traits, yield and water

- use efficiency of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.). *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, 30(5).
218. Khosravinejad, F., Heydari, R., & Farboodnia, T. (2008). Antioxidant responses of two barley varieties to saline stress. *Pakistan Journal of Biological Science*, 11, 905-909.
 219. Kimber D.S. and McGerogor, D.L. (1995) "Brassica oil seeds" *Agronomy Science*, 22, pp 14.
 220. 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, pp 1387.
 221. Koutroubas, S. D., & Papakosta, D. K. (2005). Adaptation, grain yield and oil content of safflower in Greece. In *Proceedings of the VIth International Safflower Conference, İstanbul-Turkey, 6-10 June, 2005. SAFFLOWER: a unique crop for oil spices and health consequently, a better life for you* (pp. 3-166). Engin Maatbacilik Ltd. Scedilla~ ti.
 222. Krishnamurthy, A., & Rathinasabapathi, B. (2013). Oxidative stress tolerance in plants: novel interplay between auxin and reactive oxygen species signaling. *Plant signaling & behavior*, 8(10), e25761.
 223. Krouma A. (2010) "Plant water relations and photosynthetic activity in three Tunisian chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes subjected to drought" *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 34, pp 257.
 224. Kruk, J., Holländer-Czytko, H., Oettmeier, W., & Trebst, A. (2005). Tocopherol as singlet oxygen scavenger in photosystem II. *Journal of plant physiology*, 162(7), 749-757.
 225. Kusvuran, S. (2012). Effects of drought and salt stresses on growth, stomatal conductance, leaf water and osmotic potentials of melon genotypes (*Cucumis melo* L.). *African Journal of Agricultural Research*, 7(5), 775-781.
 226. Lalinia, A. A., Hoseini, N. M., Galostian, M., Bahabadi, S. E., & Khameneh, M. M. (2012). Echophysiological impact of water stress on growth and development of mungbean. *International journal of Agronomy and Plant Production*, 3(12), 599-607.
 227. Lang-Mladek C., Popova O., Kiok K. Berlinger M., Rakic B. and Aufastez W. (2010) "Transgenerational inheritance and resetting of stress-induced loss of epigenetic in Arabidopsis" *Mol. Plant.*, 3, pp 594.
 228. Lata, C., Jha, S., Dixit, V., Sreenivasulu, N., & Prasad, M. (2011). Differential antioxidative responses to dehydration-induced oxidative stress in core set of foxtail millet cultivars [*Setaria italica* (L.)]. *Protoplasma*, 248(4), 817-828.
 229. Lazcano-Ferrat, I., & Lovatt, C. J. (1999). Relationship between relative water content, nitrogen pools, and growth of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray during water deficit. *Crop Science*, 39(2), 467-475.
 230. Lee, D. H., Kim, Y. S., & Lee, C. B. (2001). The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of plant physiology*, 158(6), 737-745.

231. Lee, J., Durst, R.W., Wrolstad, R.E., (2005). Determination of total monomeric anthocyanin pigment content of fruit juices, beverages, natural colorants, and wines by the pH differential method: Collaborative study. *Journal of AOAC international* 88(5), 1269-1278.(235)
232. Leng, P., Itamura, H., Yamamura, H., & Deng, X. M. (2000). Anthocyanin accumulation in apple and peach shoots during cold acclimation. *Scientia Horticulturae*, 83(1), 43-50.
233. 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, pp 495.
234. Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S. K., & Becker, D. F. (2013). Proline mechanisms of stress survival. *Antioxidants & redox signaling*, 19(9), 998-1011.
235. Lin-Wang K., Bolitho K., Grafton K., Kortstee A., Karunairetnam S., Mc Ghie T., Espley, R. Hellens R. and Allan A. (2010) "An R2R3 MYB transcription factor associated with regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway in *Rosaceae*" *Plant Biol.* 10, pp 50.
236. Liu X. and Huang B. (2000) "Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bentgrass" *Crop Science*, 40, pp 503.
237. Liu, H. P., Dong, B. H., Zhang, Y. Y., Liu, Z. P., & 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(5), 1261-1267.
238. Liu, J., & Shi, D. C. (2010). Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress. *Photosynthetica*, 48(1), 127-134.
239. Lokhande H., Nikam T. D. and Penna S., (2010) "Biochemical, physiological and growth changes in response to salinity in callus cultures of *Sesuvium portulacastrum* L. ", *Plant Cell Tissue Organ Cult.*, 102, pp 17.
240. Lopes, M. S., & Reynolds, M. P. (2010). Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology*, 37(2), 147-156.
241. Lotfi R., Pessarakli M. , Gharavi-Kouchebagh P, Khoshvaghti H. (2015) "Physiological responses of *Brassica napus* to fulvic acid under water stress: Chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activity" *The Crop Journal*, 3, 5, pp 434.
242. Lotfi, M., Abbaszadeh, B., & Mirza, M. (2014). The effect of drought stress on morphology, proline content and soluble carbohydrates of Tarragon (*Artemisia dracunculus* L.). *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, 30(1).
243. Lunn, G. D., Spink, J. H., Stokes, D. T., Wade, A., Clare, R. W., & Scott, R. K. (2001). *Canopy management in winter oilseed rape*. Home Grown Cereals Authority.
244. M. Afsharmohammadian, Ghanati F., Ahmadiani S. and Sadrzamani K. (2016) "Effect of drought stress on the activity of antioxidant enzymes and soluble sugars content of pennyroyal (*Mentha pulegium* L.) ", *Nova Biol. Rep.*, 3, pp 228.
245. Ma, Q., Behboudian, M. H., Turner, N. C., & Palta, J. A. (2001). Gas exchange by pods and subtending leaves and internal recycling of CO₂ by pods of chickpea (*Cicer*

- arietinum L.) subjected to water deficits. *Journal of Experimental Botany*, 52(354), 123-131.
246. Ma, Q., Niknam, S. R., & Turner, D. W. (2006). Responses of osmotic adjustment and seed yield of *Brassica napus* and *B. juncea* to soil water deficit at different growth stages. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57(2), 221-226.
 247. Mackerness S.A.H., John C.F., Jordan B. and Thomas B. (2001) "Early signaling components in ultraviolet-B responses: distinct role for different reactive oxygen species and nitric oxide" *FEBS Lett.* 489, pp 237.
 248. Mafakheri, A. (2011). Effect of drought stress and subsequent recovery on protein, carbohydrate contents, catalase and peroxidase activities in three chickpea (*Cicer arietinum*) cultivars. *Australian Journal of Crop Science*, 5(10), 1255-1260.
 249. Mailer P., Baltensperger D., Clayton G., Johnson A., Lafond G., McConkey B., Schatz B. and Starica J. (2002) "Pulse crop adaptation and impact across the Northern Great Plains" *Journal of Agricultural Science*, 94, pp 261.
 250. Majidi, M. M. (2015). Effect of drought stress on yield and some physiological traits in Canola varieties. *Journal of Plant Process and Function*, 3(9), 59-70.
 251. Majidi, M. M., Rashidi, F., & Sharafi, Y. (2015). Physiological traits related to drought tolerance in *Brassica*. *International Journal of Plant Production*, 9(4).
 252. Manivannan, P., Jaleel, C. A., Sankar, B., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., Lakshmanan, G. A., & Panneerselvam, R. (2007). Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 59(2), 141-149.
 253. Manivannan, P., Jaleel, C. A., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2008). Osmoregulation and antioxidant metabolism in drought-stressed *Helianthus annuus* under triadimefon drenching. *Comptes Rendus Biologies*, 331(6), 418-425.
 254. Manoharan P.T., Shanmugaiah V., Balasubramanian N., Gomathinayagam S., Mahaveer P., Sharma K. and Muthuchelian K. (2010) "Influence of am fungi on the growth and physiological status of *Erythrina variegata* Linn. grown under different water stress conditions" *European Journal of Soil Biology*, 46, 2, pp 151.
 255. Manoharan, P. T., Shanmugaiah, V., Balasubramanian, N., Gomathinayagam, S., Sharma, M. P., & Muthuchelian, K. (2010). Influence of AM fungi on the growth and physiological status of *Erythrina variegata* Linn. grown under different water stress conditions. *European Journal of Soil Biology*, 46(2), 151-156.
 256. Mathobo R., Marais D. and Steyn J.M. (2017) "The effect of drought stress on yield, leaf gaseous exchange and chlorophyll fluorescence of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.)" *Agric. Water Manage.*, 180, pp 118.
 257. Meier, U. 2001. Growth stages of mono-and dicotyledonous plants (BBCH-scale). BBCH Publications, Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, Berlin. pp: 158.

258. Meloni, D. A., Oliva, M. A., Martinez, C. A., & Cambraia, J. (2003). Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 49(1), 69-76.
259. Mendham, N. J., & Salisbury, P. A. (1995). Physiology: crop development, growth and yield.
260. Mendham, N. J., Russell, J., & Buzza, G. C. (1984). The contribution of seed survival to yield in new Australian cultivars of oil-seed rape (*Brassica napus*). *The Journal of Agricultural Science*, 103(2), 303-316.
261. Minami, M., and H. Yoshikawa. 1979. A simplified assay method of superoxide dismutase activity for clinical use. *Clin. Chim. Acta*. 92: 337-342.
262. Mirnoff N. and Wheller G.L. (2000) "Ascorbic acid in plants; Biosynthesis and function" *Critical Review in Plant Sciences* 19, pp 267.
263. Mirzaee M., Moieni A. and Ghanati F. (2013) "Effects of Drought Stress on the Lipid Peroxidation and Antioxidant Enzyme Activities in Two Canola (*Brassica napus* L.) Cultivars" *J. Agr. Sci. Tech.*, 15, pp 593.
264. MIRZAI, M., Moeini, A., & Ghanati, F. (2013). Effects of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in two canola (*Brassica napus* L.) cultivars.
265. Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, 7(9), 405-410.
266. Mittler, R. 2004. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science* 7: 405-410.
267. Mittler, R., & Poulos, T. L. (2005). Ascorbate peroxidase: Antioxidants and reactive oxygen species in plants. Smirnoff N. *Red.*), *Blackwell Publishing*, 101-140.
268. Mittler, R., Vanderauwera, S., Suzuki, N., Miller, G. A. D., Tognetti, V. B., Vandepoele, K., ... & Van Breusegem, F. (2011). ROS signaling: the new wave. *Trends in plant science*, 16(6), 300-309.
269. Moghadam, H. R. T., Zahedi, H., & Ghooshchi, F. (2011). Oil quality of canola cultivars in response to water stress and super absorbent polymer application. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 41(4), 579-586.
270. Moghaddam, M. J., & Pourdad, S. S. (2011). Genotype× environment interactions and simultaneous selection for high oil yield and stability in rainfed warm areas rapeseed (*Brassica napus* L.) from Iran. *Euphytica*, 180(3), 321-335.
271. MOHAMMADI, N., BAGHIZADEH, A., & RAJAEI, P. (2015). Effect of β-amino butyric acid (BABA) on relative leaf water content, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in Rapeseed (*Brassica napus* L.) plants under drought stress.
272. Mohammadkhani N. and Heidari R. (2008) "Drought-induced accumulation of soluble sugars and proline in two maize varieties" *W. Applied Science Journal*, 3, 3, pp 448.

273. Mohammadzadeh, A., Hosseini, N. M., Moghaddam, H., & Akbari, M. (2012). Effect of drought stress and nitrogen fertilizer levels on physiological characteristics of two red kidney bean genotypes. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 14(3).
274. Momeni, S. (2011). Effect of Seed Priming with Salicylic Acid and Polyethylene Glycol, and Plant Salmonella with Salicylic Acid on Drought Resistance of Maize (*Zea mays* L.). Master's thesis for seeds science and technology, Birjand University. [In Persian with English Summary].
275. Moradi, F., & Ismail, A. M. (2007). Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. *Annals of botany*, 99(6), 1161-1173.
276. Moradshahi, A., SALEHI, E. A. B., & Khold, B. B. (2004). SOME PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF CANOLA (*BRASSICA NAPUS* L.) TO WATER DEFICIT STRESS UN-DER LABORATORY CONDITIONS.
277. Moravveji, S., Zamani, G. R., Kafi, M., & Alizadeh, Z. (2017). Effect of different salinity levels on yield and yield components of spring canola cultivars (*Brassica napus* L.) and Indian mustard (*B. juncea* L.). *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 10(3).
278. MOSTAFAVI, R. M., TAHMASEBI, S. Z., MOHAMMAD, M. S. S., & Ghalavand, A. (2011). Evaluation of yield, fatty acids combination and content of micro nutrients in seeds of high yielding rapeseed varieties as affected by different sulphur rates.
279. Mousavifar, B. E., Behdani, M. A., Jami Al-Ahmadi, M., & Hosseini Bajd, M. S. (2011). Changes of chlorophyll index (SPAD), Relative water content, electrolyte leakage and seed yield in spring Safflower genotypes under irrigation termination. *Iranian Journal of Field Crop Research*, 9(3), 525-534.
280. Mujdeci, M., Senol, H., Cakmakci, T., & Celikok, P. (2011). The effects of different soil water matric suctions on stomatal resistance. *J. Food. Agric. Environ*, 9, 1027-1029.
281. Munné-Bosch S. and. Alegre L (2004) "Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress" *Functional Plant Bio.*, 31, 3, pp 203.
282. Naderi, R., & Emam, Y. (2014). Evaluation of rapeseed ('*Brassica napus*' L.) cultivars performance under drought stress. *Australian Journal of Crop Science*, 8(9), 1319.
283. Naderikharaji, R., Pakniyat, H., & Biabani, A. R. (2008). Effect of drought stress on photosynthetic rate of four rapeseed (*Brassica napus*) cultivars. *JApSc*, 8(23), 4460-4463.
284. Naghavi M. R., M. Toorchi M. Moghaddam and Shakiba M. R. (2015) "Evaluation of diversity and traits correlation in spring wheat cultivars under drought stress" *Notulae Scientia Biologicae*, 7, 3, pp 349.
285. Naji, A. M. (2001). Evaluation of cold resistance in oilseed rape genotypes. M. Sc. Thesis. Tabriz Univeisity. Tabriz, Iran. 117 pp. (In Persian).(325)
286. Nakabayashi, R., Yonekura-Sakakibara, K., Urano, K., Suzuki, M., Yamada, Y., Nishizawa, T., ... & Michael, A. J. (2014). Enhancement of oxidative and drought tolerance in *Arabidopsis* by overaccumulation of antioxidant flavonoids. *The Plant Journal*, 77(3), 367-379.

287. Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and cell physiology*, 22(5), 867-880.
288. Nakayama, N. O. B. U. H. I. R. O., Saneoka, H. I. R. O. F. U. M. I., Moghaieb, R. E., Premachandra, G. S., & Fujita, K. O. U. N. O. S. U. K. E. (2007). Response of growth, photosynthetic gas exchange, translocation of ¹³C-labelled photosynthate and N accumulation in two soybean (*Glycine max* L.) Merrill) cultivars to drought stress. *International Journal of Agriculture and Biology (Pakistan)*.
289. Navabpour S., Ramezanpour S. S. and Mazandarani A. (2016) "Evaluation of Enzymatic and Non-enzymatic Defense Mechanism in Response to Drought Stress During Growth Stage in Soybean" *Plant Prod. Tec.*, 15, pp 63.
290. Niyogi, K. K., Shih, C., Chow, W. S., Pogson, B. J., DellaPenna, D., & Björkman, O. (2001). Photoprotection in a zeaxanthin-and lutein-deficient double mutant of *Arabidopsis*. *Photosynthesis Research*, 67(1-2), 139-145.
291. Norton, G. P., Bilsborrow, E., & Shipway, P. A. (1991, January). COMPARATIVE PHYSIOLOGY OF DIVERGENT TYPES OF WINTER RAPE SEED. PROCEEDING OF GCIRC CONGRESS.
292. Ohara, N., Naito, Y., Kasama, K., Shindo, T., Yoshida, H., Nagata, T., & Okuyama, H. (2009). Similar changes in clinical and pathological parameters in Wistar Kyoto rats after a 13-week dietary intake of canola oil or a fatty acid composition-based interesterified canola oil mimic. *Food and Chemical Toxicology*, 47(1), 157-162.
293. Omid, H. (2010). Changes of proline content and activity of antioxidative enzymes in two canola genotype under drought stress. *American Journal of Plant Physiology*. 5 (6):338-349.
294. Osborne, S. L., Schepers, J. S., Francis, D. D., & Schlemmer, M. R. (2002). Use of spectral radiance to estimate in-season biomass and grain yield in nitrogen-and water-stressed corn. *Crop Science*, 42(1), 165-171.
295. Ozer, H. (2003). Sowing date and nitrogen rate effects on growth, yield and yield components of two summer rapeseed cultivars. *European Journal of Agronomy*, 19(3), 453-463.
296. Pagter, M., Bragato, C., & Brix, H. (2005). Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, 81(4), 285-299.
297. Pandey, R. K., Maranville, J. W., & Admou, A. (2001). Tropical wheat response to irrigation and nitrogen in a Sahelian environment. I. Grain yield, yield components and water use efficiency. *European Journal of Agronomy*, 15(2), 93-105.
298. Parry, M. A., Andralojc, P. J., Khan, S., LEA, P. J., & Keys, A. J. (2002). Rubisco activity: effects of drought stress. *Annals of botany*, 89(7), 833-839.
299. Partovian, M., Masoudsinaki, J., Pasari, B., & Dashtban, A. R. (2013). Evaluation of water deficit and cycocel spraying on yield element and morphological characterizes of two cultivar safflower. *Bull Env Pharmacol Life Sci*, 2, 51-53.

300. Pasban Eslam B, 2011. Study of possibility of delayed planting of oilseed rape (*Brassica napus* L.) in east Azerbaijan in Iran. *Iran Journal of Seed Plant Prod.* 27(3): 269-284. (In Persian).
301. PASBAN, E. B. (2008). Evaluation of yield and its components of superior winter oilseed rape genotypes under normal and late planting dates.
302. PASBAN, E. B., Shakiba, M. R., Neyshabouri, M. R., Moghadam, M., & Ahmadi, M. R. (2000). Evaluation of physiological indices as a screening technique for drought resistance in oilseed rape.
303. Passarkli, M. (2010). Handbook of plant and crop stress. (3 rd edition). *CRC press*, 1245 pp.
304. Patel, P. K., & Hemantaranjan, A. (2012). Antioxidant defence system in chickpea (*Cicer arietinum* L.): influence by drought stress implemented at pre-and post-anthesis stage. *Am J Plant Physiol*, 10, 3932.
305. Patel, P. K., Hemantaranjan, A., Sarma, B. K., & Radha, S. (2011). Growth and antioxidant system under drought stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.) as sustained by salicylic acid. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 7(4).
306. Peerzada Y, Khalid RH, Ruby Ch, Parvaiz A (2012). Role of Glutathione Reductase in Plant Abiotic Stress. *Abiotic Stress Responses in Plants*. Springer Science. Business Media. Chapter 8: 149-158.
307. Pessarkli M. (1999) "Hand book of Plant and Crop Stress" *Marcel Dekker Inc.* 697 pp.
308. Piazza, G. J., & Foglia, T. A. (2001). Rapeseed oil for oleochemical usage. *European journal of lipid science and technology*, 103(7), 450-454.
309. Pishdar-Fardaneh, M., A. Kalantar Ahmadi, and A. Farhad Nato. 2007. Wheat production management. Farazandish Press. (in Persian).
310. Pompelli, M. F., Barata-Luís, R., Vitorino, H. S., Gonçalves, E. R., Rolim, E. V., Santos, M. G., ... & Endres, L. (2010). Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *biomass and bioenergy*, 34(8), 1207-1215.
311. Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1), 30-50.
312. Pourmorad, F., Hosseinimehr, S. J., & Shahabimajd, N. (2006). Antioxidant activity, phenol and flavonoid contents of some selected Iranian medicinal plants. *African journal of biotechnology*, 5(11).
313. Pourtabrizi S, Pourseyedi SH, Abdolshahi R, Nadernarjad N (2017). Effect of cadmium stress on morphological and physiological traits of milk thistle (*Silybum marianum*). *Iranian Society of Plant Physiology* (In Press).
314. Pritchard, F. M., Eagles, H. A., Norton, R. M., Salisbury, P. A., & Nicolas, M. (2000). Environmental effects on seed composition of Victorian canola. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 40(5), 679-685.

315. Qaderi, M. M., Kurepin, L. V., & Reid, D. M. (2006). Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate change: temperature, carbon dioxide and drought. *Physiologia Plantarum*, 128(4), 710-721.
316. Qifuma, S.H., R. Niknam and D.W. Turner, 2006. Responses of osmotic adjustment and seed yield of *Brassica napus* and *B. juncea* to soil water deficit at different growth stages. *Australian Journal of Agricultural Research*. 57: 221-226.
317. Rabiee, M., Karimi, M. and Safa, F. (2003). Effect of planting date on grain yield and agronomic traits in canola cultivars as second crop after rice in Kvchsfhan. *Iranian Journal of Agricultural Science*, 25: 177-186.
318. Rad, A. H. S., & Zandi, P. (2012). The effect of drought stress on qualitative and quantitative traits of spring rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars. *Zemdirbyste-Agriculture*, 99(2012), 47-54.
319. RAD, A. H. S., Bitarafan, Z., Rahmani, F., Taherkhani, T., AGHDAM, A. M., & Nasresfahani, S. (2015). Effects of planting date on spring rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars under different irrigation regimes. *Turkish Journal of Field Crops*, 19(2), 153-157.
320. Rad, A. S., Bitarafan, Z., Rahmani, F., Taherkhani, T., Aghdam, A. M., & Esfahani, S. N. (2014). Evaluation of spring rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars for different planting dates and irrigation regimes. *JAPS, Journal of Animal and Plant Sciences*, 24(4), 1166-1172.
321. Rady, M. M. and M. S. Gaballah. 2012. Improving barley yield grown under water stress conditions. *Research Journal of Recent Sciences* 1: 1-6.
322. Rahimi, M.M., Nourmohammadi, G. (2010). Effect of planting date and different nitrogen levels on flaxseed (*Linum usitatissimum* L.). *Crop Production in Environmental Stress*. 2, 11-22. [In Persian with English summary].
323. Rahnema, A. A., & Bakhshandeh, A. M. (2005). Date of planting and direct sowing methods on rapeseed yield and agronomic characteristics in terms of Ahvaz. *Journal of Crop Science*, 8(4), 123-139.
324. Rao, M. S. S., & Mendham, N. J. (1991). Soil-plant-water relations of oilseed rape (*Brassica napus* and *B. campestris*). *The Journal of Agricultural Science*, 117(2), 197-205.
325. Rashidi, S., Rad, A. H. S., Band, A. A., Javidfar, F., & Lak, S. (2012). Study of relationship between drought stress tolerances with some physiological parameters in canola genotypes (*B. napus* L.). *Annals of Biological Research*, 3(1), 564-569.
326. Rathke, G. W., Christen, O., & Diepenbrock, W. (2005). Effects of nitrogen source and rate on productivity and quality of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) grown in different crop rotations. *Field crops research*, 94(2-3), 103-113.
327. Ray, J. D., Fritsch, F. B., & Heatherly, L. G. (2006). Large applications of fertilizer N at planting affects seed protein and oil concentration and yield in the Early Soybean Production System. *Field crops research*, 99(1), 67-74.

328. Raymer, P. L. (2002). Canola: an emerging oilseed crop. *Trends in new crops and new uses*, 1, 122-126.
329. Reddy A. R., Ramachandra R. K., Chaitanya V. and Vivekanandan M. (2004) "Drought induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants" *Journal of Plant Physiology*, 161, pp 1189.
330. Refay, Y. A. (2011). Yield and yield component parameters of bread wheat genotypes as affected by sowing dates. *Middle East Journal of Scientific Research*, 7(4), 484-489.
331. Renarid, S., & McGregor, L. (1976). Antithrombogenic effects of erucic acid poor rapeseed oils in the rats. *Rev. Fr. Crops*, 23, 393-396.
332. Rezaadust, S., and M. Roshdi. 2002. Effect of planting date and cultivar on autumn rapeseed qualitative and quantitative attributes. Abstract, 7th Iranian Crop production and Plant breeding Congress. P. 150. (In Persian).(53)
333. Rezayian M., Niknam V. and Ebrahimzadeh H. (2018) "Effects of drought stress on the seedling growth, development, and metabolic activity in different cultivars of canola" *Soil Science and Plant Nutrition*, 64, pp 360.
334. Rivero, R. M., Shulaev, V., & Blumwald, E. (2009). Cytokinin-dependent photorespiration and the protection of photosynthesis during water deficit. *Plant Physiology*, 150(3), 1530-1540.
335. Rizhsky, L., Liang, H., & Mittler, R. (2002). The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant physiology*, 130(3), 1143-1151.
336. Robertson, M. J., Holland, J. F., & Bambach, R. (2004). Response of canola and Indian mustard to sowing date in the grain belt of north-eastern Australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 44(1), 43-52.
337. Robinson, J. M., & Bunce, J. A. (2000). Influence of drought-induced water stress on soybean and spinach leaf ascorbate-dehydroascorbate level and redox status. *International Journal of Plant Sciences*, 161(2), 271-279.
338. Rodriguez, D. D., Philips, D. B. S., Rodriguez-García, R., & Angulo-Sánchez, J. L. (2002). Grain yield and fatty acid composition of sunflower seed for cultivars developed under dry land conditions. *Trends in new crops and new uses. American Society for Horticultural Science Press, Alexandria*, 139-142.
339. Rodriguez-Amaya, D. B., & Kimura, M. (2004). *HarvestPlus handbook for carotenoid analysis* (Vol. 2). Washington: International Food Policy Research Institute (IFPRI).
340. Rosales, M. A., Ocampo, E., Rodríguez-Valentín, R., Olvera-Carrillo, Y., Acosta-Gallegos, J., & Covarrubias, A. A. (2012). Physiological analysis of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars uncovers characteristics related to terminal drought resistance. *Plant physiology and biochemistry*, 56, 24-34.
341. Rotilio G., Rossi L., De Martino A., Da Costa Ferreira A. M. and Ciriolo M. R. (1995) "Free radicals, metal ions and oxidative stress: chemical mechanisms of damage and protection in living systems" *Journal of The Brazilian Chemical Society*, 6, 3, pp 221.
342. Sabaghnia, N., Dehghani, H., Alizadeh, B., & Mohghaddam, M. (2010). Interrelationships between seed yield and 20 related traits of 49 canola (*Brassica napus*

- L.) genotypes in non-stressed and water-stressed environments. *Spanish Journal of Agricultural Research*, (2), 356-370.
343. Sadaqat, H. A., Tahir, M. H. N., & Hussain, M. T. (2003). Physiogenetic aspects of drought tolerance in canola (*Brassica napus*). *International Journal of Agriculture and Biology*, 5(4), 611-614.
 344. Sadras, V. O., Connor, D. J., & Whitfield, D. M. (1993). Yield, yield components and source-sink relationships in water-stressed sunflower. *Field Crops Research*, 31(1-2), 27-39.
 345. Sadras, V. O., Lawson, C., Hooper, P., & McDonald, G. K. (2012). Contribution of summer rainfall and nitrogen to the yield and water use efficiency of wheat in Mediterranean-type environments of South Australia. *European Journal of Agronomy*, 36(1), 41-54.
 346. Saeidi Aboueshaghi, R., Yadavi, A., Movahhedi Dehnavi, M., & Baluchi, H. (2014). Effect of irrigation intervals and foliar application of iron and zinc on some physiological and morphological characteristics of red bean) *Phaseolous vulgaris* L. *Journal of Plant Process and Function*, 3(7), 27-42.
 347. Sairam R, K and Saxena D,C. (2000). Oxidative stress and antioxidant in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 184: 55-61.
 348. Sairam R.K., Rao K.V. and Srivastava G.C. (2003) "Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration" *Plant Sci.*, 163, pp 1037.
 349. Sairam, R. K., Rao, K. V., & Srivastava, G. C. (2002). Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant science*, 163(5), 1037-1046.
 350. Salisbury, P., Sang, J., & Cawood, R. (1988). Genetic and environmental factors influencing glucosinolate content in rapeseed in southern Australia. In *7th International Rapeseed Congress/convened under the patronage of Stanislaw Zieba; by the Plant Breeding and Acclimatization Institute under the auspices of the Group Consultatif International de Recherche sur le Colza*. Poznan.: Panstwowe Wydawnictwo Rolnicze i Lesne, 1988..
 351. SAMSAMIPOUR, M., EMDAD, M. R., AFRASIAB, P., & DELBARI, M. (2016). Improvement in water use efficiency of corn plant through alternate furrow irrigation at its different growth stages.
 352. Sana, M., Ali, A., Malik, M. A., Saleem, M. F., & Rafiq, M. (2003). Comparative yield potential and oil contents of different canola cultivars (*Brassica napus* L.). *Journal of Agronomy*.
 353. Sangtarash M. H., Qaderi M.M., Chinnappa C.C. and Reid D.M. (2009) "Differential sensitivity of canola (*Brassica napus*) seedlings to ultraviolet-B radiation, water stress and abscisic acid" *Environ. Exp. Bot.* 66, pp 212.

354. Sarai Tabrizi, M., Parsinejad, M., & Babazadeh, H. (2012). Efficacy of partial root drying technique for optimizing soybean crop production in semi-arid regions. *Irrigation and drainage*, 61(1), 80-88.
355. Sarker, B. C., Hara, M., & Uemura, M. (2005). Proline synthesis, physiological responses and biomass yield of eggplants during and after repetitive soil moisture stress. *Scientia Horticulturae*, 103(4), 387-402.
356. Sarvajeet, S. G., & Narendra, T. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem*, 48(12), 909-930.
357. 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" *Horticultural Science*, 101, pp 349.
358. Sayfzadeh, S and M. Rashidi. 2011. Response of antioxidant enzymes activities of sugar beet to drought stress. *ARPJ Journal of Agricultural and Biological Science*. 6 (4): 27-33
359. Scarth, R., & Tang, J. (2006). Modification of Brassica oil using conventional and transgenic approaches. *Crop science*, 46(3), 1225-1236.
360. Setayashmehr Z., Ganjali A. 2014. Effects drought stress on growth and physiological characteristics of Dill. *Journal of Horticultural Science*, 27 (1): 27-35. (In Persian).
361. Severino L. S. and Auld D. L. (2013) "Seed yield and yield components of castor influenced by irrigation" *Industrial Crops and Products*, 49, 52.
362. Seyed Ahmadi, A., Bakhshandeh, A., & Gharineh, M. H. (2015). Evaluation physiological characteristics and grain yield canola cultivars under end seasonal drought stress in weather condition of Ahvaz. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 13(1), 71-80.
363. Seyed Ebrahimi F.S., Hassani Kumleh H., Alami A. and Rezadoost m.H. (2016) "Drought stress effects on morphological traits and enzymatic antioxidant activity of two rapeseed (*Brassica napus*) cultivars" *j.plant proc. func.*, 4, 14, pp 77.
364. Seyoum A., Asres K. and El-Fiky F.K. (2006) "Structure radical scavenging activity relationships of flavonoid" *Phytochemistry*, 67, 18, pp 2058.
365. Sgherri, C.L.M., Liggini, B., Puliga, S., and Navari-Izzo, F. 1994. Antioxidant system in *Sporobolus stapfianus*. Changes in response to desiccation and rehydration, *Phytochem*. 35:61-565
366. Shaban, M., Mansorifar, S., Ghobadi, M., & Sabaghpour, H. (2012). Physiological characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars under drought stress and nitrogen fertilizer as starter. *Iranian journal of Pulses Research*, 3(1), 53-66. (In Persian).
367. Shafighi, A., Pazoki, A., & Asli, D. E. (2014). Alleviation of water stress in fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) using different PGPR application methods. *Advances in Environmental Biology*, 275-281.
368. Shahrabi B., Farahmandfar E., Hassanloo T., Shirani Rad A. H. and Tabatabaee S. A. (2013) "Evaluation of drought tolerance in rapeseed (*Brassica napus* L.) varieties based

- on Physiologic and agronomic characters” *Electronic Journal of Crop Production*, 6, 4, pp 77.
369. Shalata, A., Mittova, V., Volokita, M., Guy, M., & Tal, M. (2001). Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt-dependent oxidative stress: The root antioxidative system. *Physiologia Plantarum*, 112(4), 487-494.
 370. Shao, H. B., Liang, Z. S., Shao, M. A., & Wang, B. C. (2005). Changes of some physiological and biochemical indices for soil water deficits among 10 wheat genotypes at seedling stage. *Colloids Surf. B: Biointerfaces*, 42(2), 107-113.
 371. Sharghi, Y., Rad, A. H. S., Band, A. A., Noormohammadi, G., & Zahedi, H. (2011). Yield and yield components of six canola (*Brassica napus* L.) cultivars affected by planting date and water deficit stress. *African Journal of Biotechnology*, 10(46), 9309-9313.
 372. Sharifi P. and Mohammad Khani N. (2016) “Effects of drought stress on photosynthesis factors in wheat genotypes during anthesis” *Cereal Res. Commun.*, 44, pp 229.
 373. Sharma, K. D., & Kuhad, M. S. (2006). Influence of potassium level and soil moisture regime on biochemical metabolites of Brassica species. *Brassica Journal*, 8, 71-74.
 374. Sharma, P., & Dubey, R. S. (2005). Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. *Plant growth regulation*, 46(3), 209-221.
 375. Shewfelt, R. L., & Purvis, A. C. (1995). Toward a comprehensive model for lipid peroxidation in plant tissue disorders. *HortScience*, 30(2), 213-218.
 376. Shirani Rad, A. H., Abbasian, A., & Aminpanah, H. (2013). Evaluation of rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars for resistance against water deficit stress. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 19(2), 266-273.
 377. Shojaie, B., Mostajeran, A., & Esmaeili, A. (2015). Different drought conditions could modulate growth responses of *Arabidopsis thaliana* through regulation of mRNA expression of genes encoding plasma membrane PIN proteins. *Int J Adv Res Biol Sci*, 2, 241-254.
 378. Shokuhfar A. and Abufitilehnejad S. (2013) “The effect of drought stress on the physiological characteristics and agricultural biomass of the different varieties of *Vignaradiata* in Dezful” *Crop Physiology Journal*, 17, pp 49.
 379. Shrestha, R., Turner, N. C., Siddique, K. H. M., Turner, D. W., & Speijers, J. (2006). A water deficit during pod development in lentils reduces flower and pod numbers but not seed size. *Australian Journal of Agricultural Research*, 57(4), 427-438.
 380. Shuryabi, M., A. Gangeali, and P. Abrishamchi. (2012). Effect of salicylic acid on the activity of enzyme and antioxidant compounds in chickpea cultivars at facing drought stress. *Journal of Environmental Tensions in Crop Sciences*. 1(5): 41-54. (In Persian).
 381. Siddiqui, M. H., Al-Khaishany, M. Y., Al-Qutami, M. A., Al-Whaibi, M. H., Grover, A., Ali, H. M., ... & Bukhari, N. A. (2015). Response of different genotypes of faba bean plant to drought stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(5), 10214-10227.

382. Silva, E. N., Ferreira-Silva, S. L., de Vasconcelos Fontenele, A., Ribeiro, R. V., Viégas, R. A., & Silveira, J. A. G. (2010). Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *Journal of Plant Physiology*, 167(14), 1157-1164.
383. Sinaki J. M., Majidi, E., shirani Rad A, H., Noormohammadi, G., and Zarei, G., (2007). The effects of water deficit during growth stage of canola (*Brassica napus* L.). *American Journal of Agriculture Environmental Science*, 2: 417-422.
384. Sinclair, T. R. (1998). Historical changes in harvest index and crop nitrogen accumulation. *Crop Science*, 38(3), 638-643.
385. Singh, S. and Sinha, S. 2005. Accumulation of metals and its effects in (*Brassica juncea* L.) Czern. (cv. Rohini) grown on various amendments of tannery waste. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 62 (1): 118-127. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoenv.2004.12.026>
386. Sivamani, E., Bahieldin, A., Wraith, J. M., Al-Niemi, T., Dyer, W. E., Ho, T. H. D., & Qu, R. (2000). Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. *Plant science*, 155(1), 1-9.
387. Smirnoff, N. (1993). Tansley Review No. 52. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New phytologist*, 27-58.
388. Soleimani, A., E. Moradi, and L. Narenjani. 2011. Investigation of the effects of irrigation interruption at different growth stages on seed and oil yield of autumn rapeseed cultivars. *Journal of Soil and Water Science and Technology*. 25(3): 426- 435.
389. Sperdouli, I., & Moustakas, M. (2012). Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress. *Journal of plant physiology*, 169(6), 577-585.
390. Srinivasan, A., & Morgan, D. G. (1996). Growth and development of the pod wall in spring rape (*Brassica napus*) as related to the presence of seeds and exogenous phytohormones. *The Journal of Agricultural Science*, 127(4), 487-500.
391. Stefanoudaki, E., Chartzoulakis, K., Koutsaftakis, A., & Kotsifaki, F. (2001). Effect of drought stress on qualitative characteristics of olive oil of cv Koroneiki. *Grasas y aceites*, 52(3-4), 202-206.
392. Steven, H., M. H. Sidney. (1987). Lipid peroxidase in sample as measured by liquid chromatography. Separation of malondialdehyde tiobarbituric acid. *Elin. Chem.* 32. 214-220.
393. Straus G. and Hauser H. (1986) "Stabilization of lipid bilayer vesicles by sucrose during freezing" *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 83, pp 2422.
394. Stuchlík, M., & Zak, S. (2002). Vegetable lipids as components of functional foods. *Biomedical papers-palacky university in olomouc*, 146(2), 3-10.
395. Sudhir, P., Pogoryelov, D., Kovács, L., Garab, G., & Murthy, S. D. (2005). The effects of salt stress on photosynthetic electron transport and thylakoid membrane proteins in the

- cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Journal of biochemistry and molecular biology*, 38(4), 481.
396. Suriyan Ch. and Chalermopol, K. (2009) "Proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) plantlets in response to iso-osmotic salt and waterdeficit stress" *Agricultural Sciences in China*, 8, pp 51.
 397. Swidzinski J.A., Leaver C.J. and Sweetlove L.J. (2004) "A proteomic analysis of plant programmed cell death" *Photochemistry*, 65, pp 1829.
 398. Tahkokorpi, M. (2010). Anthocyanins under drought and drought-related stresses in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.). *Acta Universitatis Ouluensis: A Scientiae Rerum Naturalium*, 556, 1-46.
 399. Tambussi, E. A., Bartoli, C. G., Beltrano, J., Guiamet, J. J., & Araus, J. L. (2000). Oxidative damage to thylakoid proteins in water-stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum*). *Physiologia Plantarum*, 108(4), 398-404.
 400. Tan J., Zhao H., Hong Y., Li Y. H. and Zhao, W. (2008) "Effects of exogenous nitric oxide on photosynthesis, antioxidant capacity and proline accumulation in wheat seedling subjected to osmotic stress" *World J. Agri. Sci.* 4, pp 307.
 401. Tavakoli, A., Ahmadi, A. and Alizadeh, H., (2009). Evaluation of some physiological aspects of yield of susceptible and tolerant wheat drought stress under drought stress conditions after pollination. *Journal of Iranian Crop Science*. 4(1):197-211. (In Persian).
 402. Textor, S., & Gershenzon, J. (2009). Herbivore induction of the glucosinolate-myrosinase defense system: major trends, biochemical bases and ecological significance. *Phytochemistry Reviews*, 8(1), 149-170.
 403. Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., & Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the national academy of sciences*, 108(50), 20260-20264.
 404. Turakainen M., Hartikainen H., Seppänen M.M. (2004) "Effects of selenium treatments on potato (*Solanum tuberosum* L.) growth and concentrations of soluble sugars and starch" *J Agric Food Chem.*, 52, pp 5378.
 405. Turhan, H., GÜL, M. K., EGESEL, C. Ö., & Kahriman, F. (2011). Effect of sowing time on grain yield, oil content, and fatty acids in rapeseed (*Brassica napus* subsp. *oleifera*). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 35(3), 225-234.
 406. Ucak, A. B., Ayasan, T., & Cil, A. (2016). Effect of planting date on yield, plant water stress index and water usage rate of sunflower (*Helianthus annuus*) genotypes in semi-arid Cukurova of Turkey. *Gaziosmanpaşa Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 33(2), 157-165.
 407. Ullah, F., Bano, A., & Nosheen, A. (2012). Effects of plant growth regulators on growth and oil quality of canola (*Brassica napus* L.) under drought stress. *Pak. J. Bot*, 44(6), 1873-1880.
 408. Vahedi, A., Yessari, S. (2008). Performance Evaluation of Three Planters and Selecting the Best one in Rapeseed Sowing.

409. Vendruscolo, E. C. G., Schuster, I., Pileggi, M., Scapim, C. A., Molinari, H. B. C., Marur, C. J., & Vieira, L. G. E. (2007). Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of plant physiology*, 164(10), 1367-1376.
410. Verbruggen, N., & Hermans, C. (2008). Proline accumulation in plants: a review. *Amino acids*, 35(4), 753-759.
411. Wagner, G. J. (1979). Content and vacuole/extravacuole distribution of neutral sugars, free amino acids, and anthocyanin in protoplasts. *Plant physiology*, 64(1), 88-93.
412. Wahid, A., & Ghazanfar, A. (2006). Possible involvement of some secondary metabolites in salt tolerance of sugarcane. *Journal of plant physiology*, 163(7), 723-730.
413. Walton, G., N. Mendham, M. Robertson and T. Potter. (2006). Phenology, physiology and agronomy. *journal of Agronomy*. 5(1)1-4.
414. Wan, J., Griffiths, R., Ying, J., McCourt, P., & Huang, Y. (2009). Development of Drought-Tolerant Canola (*Brassica napus* L.) through Genetic Modulation of ABA-mediated Stomatal Responses. *Crop Science*, 49(5), 1539-1554.
415. Wang Y., Ying J., Kuzma M., Chalifou M., Sample A., McArthur C., Uchacz T., Sarvas C., Wan J., Dennis D.T., McCourt P., Huang Y. (2005) "Molecular tailoring of farnesylation for plant drought tolerance and yield protection" *Plant Journal*, 43, pp 413.
416. Wang, M., Wang, G., & Ji, J. (2010). Suppression of the phytoene desaturase gene influence on the organization and function of photosystem II (PSII) and antioxidant enzyme activities in tobacco. *Environmental and experimental botany*, 67(3), 460-466.
417. Wang, Y., Ying, J., Kuzma, M., Chalifoux, M., Sample, A., McArthur, C., ... & McCourt, P. (2005). Molecular tailoring of farnesylation for plant drought tolerance and yield protection. *The Plant Journal*, 43(3), 413-424.
418. Waraich E.A., Rashid F., Ahmad Z., Ahmad R. and Ahmad M. (2020) "Foliar applied potassium stimulate drought tolerance in canola underwater deficit conditions" *J. Plant Nutrition*, DOI: 10.1080/01904167.2020.1758132
419. Wardlaw, I. F., & Willenbrink, J. (2000). Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. *New Phytologist*, 148(3), 413-422.
420. Watkinson J.I., Hendricks L., Sioson A.A., Vasquez-Robinet C., Verlyn S., Heath L.S., Schuler M., Bohnert H.H.J., onierbale M. and Grene R. (2006) "Accessions of *Solanum toberosum* spp. Andigena show differences in photosynthetic recovery after drought stress as reflected in gene expression profiles" *Plant Sci.*, 171, 6, pp 745.
421. Winyard, P. G., Moody, C. J., & Jacob, C. (2005). Oxidative activation of antioxidant defence. *Trends in biochemical sciences*, 30(8), 453-461.
422. Wright, P. R., Morgan, J. M., Jessop, R. S., & Cass, A. (1995). Comparative adaptation of canola (*Brassica napus*) and Indian mustard (*B. juncea*) to soil water deficits: yield and yield components. *Field Crops Research*, 42(1), 1-13.

423. Xiuliang, J., Y. Guijun, T. Changwei, and Z. Chunjiang. 2015. Effects of nitrogen stress on the photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence, and sugar- nitrogen ratio in corn. *Scientific Reports*. 5: 9311.
424. Xue, G. P., McIntyre, C. L., Jenkins, C. L., Glassop, D., van Herwaarden, A. F., & Shorter, R. (2008). Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat. *Plant physiology*, 146(2), 441-454.
425. Yadav, R. S., & Bhushan, C. (2001). Effect of moisture stress on growth and yield in rice genotypes. *Indian Journal of Agricultural Research*, 35(2), 104-107.
426. Yadegari, L. Z., Heidari, R., & Carapetian, J. (2007). The influence of cold acclimation on proline, malondialdehyde (MDA), total protein and pigments contents in soybean (*Glycine max*) seedlings. *Journal of Biological Sciences*, 7(8), 1436-1141.
427. Yadollahi Dehchecsme, P., Bagheri, A. A., Amiri, A., & Esmailzade Bahabadi, S. (2014). Effect of drought tension and chitosan foliar application on yield and photosynthetic pigments of sunflower (*Heliantus unnuus* L.). *crop physiology journal*, 6(21), 73-83.
428. Yang, F., & Miao, L. F. (2010). Adaptive responses to progressive drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Silva Fennica*, 44(1), 23-37.
429. Yaniv, Z., Elber, Y., Schafferman, D., & Zur, M. (1991). The effect of temperature on the fatty acid composition of high-and-low erucic-acid rape cultivars. In *Proceedings of the GCIRC 8th International Rapeseed Congress, Saskatoon* (pp. 1821-1825).
430. Yarnia, M. (2015). THE EFFECT OF WATER DEFICIT STRESS ON OSMOTIC METABOLITES AND ANTI OXIDANT SYSTEM AND GRAIN AND OIL YIELD OF AMARANTH CV. KONIZ.
431. Yazar, A., Gökçel, F., & Sezen, M. S. (2009). Corn yield response to partial rootzone drying and deficit irrigation strategies applied with drip system. *Plant, Soil and Environment*, 55(11), 494-503.
432. Yong T., Zongsuo L., Hongbo S. and Feng D. (2006) "Effect of water deficits on the activity of anti-oxidative enzymes and osmoregulation among three different genotypes of *Radix astragali* at seedling stage" *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 49, pp 60.
433. Yordanov, I., Velikova, V., & Tsonev, T. (2000). Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica*, 38(2), 171-186.
434. Younesi, O., & Moradi, A. (2015). THE EFFECT OF PLANT GROWTH PROMOTING RHIZOBACTERIA (PGPR) AND MYCORRHIZAL FUNGI ON SEEDLING EMERGENCE, EARLY ESTABLISHMENT AND GROWTH OF TWO ECOTYPES ALFALFA (*MEDICAGO SATIVE*) UNDER SALINITY STRESS CONDITION.
435. Younis ME, Gaber AM and El-Nimr M, 2001. Plant growth, metabolism and adaptation of *Glycine max* and *Phaseolus vulgaris* subjected to anaerobic conditions and drought. *Egyptian Journal of Physiological Sciences*, 23: 273-296

436. Younis, M. E., Gaber, A. M., & El Nimr, M. A. M. (1999). Plant growth, metabolism and adaptation of glycine max and phaseolus vulgaris subjected to anaerobic conditions and drought, Egypt. *J. Physiol. Sci*, 23(3), 273-296.
437. Youssefi, A., Nshanian, A., & Aziz, M. (2011). Evaluation of influences of drought stress in terminal growth duration on yield and yield components of different spring Brassica oilseed species. *Am-Euras. J. Agric. Environ. Sci*, 11(3), 406-410.
438. Yuan, Y., Liu, Y., Wu, C., Chen, S., Wang, Z., Yang, Z., ... & Huang, L. (2012). Water deficit affected flavonoid accumulation by regulating hormone metabolism in *Scutellaria baicalensis* Georgi roots. *PloS one*, 7(10), e42946.
439. Zahir, Z. A., Arshad, M., & Frankenberger, W. T. (2004). Plant growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture. *Advances in agronomy*, 81(1), 98-169.
440. Zakirullah, Z., Swati, Z.A., Ahamd, A., Raziuddin, R., 2000. Morpho-physiological response of selected brassica line to moisture stress. *Pakistan Journal of Biological Science*. 3 (1), 130-132.
441. Zamani Z., Niakan M. and Gorbanly M. (2013) "Effect of exogenous putrescine in phenolic composition, antioxidant enzymes and nitrate reductase of *Hyosyamus niger* under drought stress" *J. Iran. Plant Ecophysiol. Res.*, 3, pp 78. (In Persian)
442. ZARE, M., ZEINALI, K. H., & Daneshian, J. (2004). An evaluation of tolerance of some soybean genotypes to drought stress.
443. ZAREI, G., SHAMSI, H., & DEHGHANI, S. M. (2010). The effect of drought stress on yield, yield components and seed oil content of three autumnal rapeseed cultivars (*Brassica napus* L.).
444. Zhang K. M., Yu H. J., Shi K., Zhou Y. H., Yu J. Q. and Xia X. J. (2010) "Photoprotective roles of anthocyanins in *Begonia semperflorens*" *Plant Sci*. 179, 3, pp 202.
445. Zhang, H., Kim, M. S., Sun, Y., Dowd, S. E., Shi, H., & Paré, P. W. (2008). Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21(6), 737-744.
446. Zhu Y., Luo X., Nawaz G. Yin J. and Yang J. (2020) "Physiological and Biochemical Responses of four cassava cultivars to drought stress" *Sci. Rep.* 10, pp 6968.
447. Zirgoli, M. H., & Kahrizi, D. (2015). Effects of end-season drought stress on yield and yield components of rapeseed (*Brassica napus* L.) in warm regions of Kermanshah Province. *Biharean Biol*, 9(2)

Abstract

In order to provide part of the edible oil and the required meal and also the stability of cereal production, it seems necessary to determine the suitable cultivars of rapeseed who have high production capacity in water deficit conditions. In this regard, a field experiment was conducted as factorial split-plot based on Randomized Complete Block Design (CRBD) with three replications in Seed and Plant Improvement Research Institute of Karaj in 2014-2016. Experimental treatments were included planting date (20th of October (normal cultivation) and 5th of November (delayed cultivation), Irrigation (normal irrigation (full irrigation) and drought stress (irrigation withholding from silique formation) and canola hybrids and cultivar (Neptune, Elvise, Okapi, Tassilo, GKH0224, GKH2624 and GKH3705). Results showed that the drought stress and delaying the planting date caused to decrease the plant height, branches number per plant, pod number per plant, Pod length, grain number per pod, 1000-grain weight, grain yield, oil content, oil yield, relative water content, palmitic acid, linoleic acid, chlorophyll a, b and total, carotenoid, flavonoid and anthocyanin, whereas stomatal resistance, canopy temperature, arachidonic acid, eicosnoic acid, linolenic acid, behnic acid, erolic acid, proline, glucosinolate, carbohydrate, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase were increased. The highest grain and oil yield were obtained from full irrigation and normal cultivation (5354 and 2443 kg ha⁻¹). And the lowest yields of grain and oil were observed in irrigation withholding in pod formation stage and delayed cultivation. The highest content of proline was observed in normal cultivation and GKH3705 cultivar (21.59 mg.g. Fresh weight). The cultivar of GKH3705 was the most appropriate in terms of yield and its components, oil percentage, oil yield, relative water content, proline, chlorophyll a, b and total. According to the results, it seems that normal cultivation and GKH3705 cultivar under without stress and drought stress can be recommended as the best treatment for the benefit of rapeseed production in the Karaj region.

Key words: Antioxidant, Fatty acid, Irrigation Withholding, Planting date, Proline, Rapeseed genotypes.



Shahrood University of Thchnology

Faculty of Agriculture

Ph.D. Thesis in Agronomy

Ecophysiological response of new oilseed rape cultivars and hybrids to drought stress in the end of last season

By: Laia Moradbeigi

Supervisors:

Dr. Ahmad Gholami

Dr. Amir Hossein Shirani Rad

Advisor:

Dr. Hamid Abbasdokht

Dr. Hamid-Reza Asghari

September 2020