

تأثیر تنش خشکی بر خصوصیات فیزیولوژیک در لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم

هادی شهبازی^۱، احمد ارزانی^{۱*} و محسن اسماعیل زاده مقدم^۲

^۱گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان، ^۲عضو هیئت علمی مؤسسه تحقیقاتی اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج
(تاریخ دریافت: ۹۲/۰۵/۰۸، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۳/۰۶/۲۰)

چکیده:

مطالعه واکنش‌های فیزیولوژیک لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم به تنش خشکی به شناسایی ساز و کارهای مؤثر در تحمل به خشکی کمک می‌کند. در این راستا طی یک آزمایش مزرعه‌ای، اثر تنش خشکی بر غلظت کلروفیل، میزان پرولین برگ پرچم، طول برگ، عرض برگ، مساحت برگ، طول دم گل آذین و ارتفاع بوته با استفاده از ۱۶۹ لاین نوترکیب، در قالب دو طرح جداگانه به صورت لاتیس ساده با چهار تکرار و با دو رژیم رطوبتی عادی و تنش کم‌آبی در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان (لورک) در سال زراعی ۱۳۸۹-۱۳۹۰ اجرا شد. اعمال رژیم‌های آبیاری بر اساس اطلاعات تشت تبخیر (شامل آبیاری بر اساس ۷۰ و ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر از تشت تبخیر کلاس A) و رطوبت وزنی خاک در عمق مؤثر نفوذ ریشه انجام شد. لاین‌های نوترکیب مورد استفاده از تلاقی دو رقم متحمل و حساس به خشکی حاصل شده‌اند. نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که لاین‌های نوترکیب مورد ارزیابی دارای تفاوت معنی‌داری از نظر همه صفات در شرایط تنش خشکی و بیشتر صفات در شرایط عادی بودند. تنش خشکی موجب کاهش محتوای کلروفیل (a, b, a+b)، عرض برگ، طول برگ، طول دم گل آذین، ارتفاع بوته، سطح برگ پرچم و افزایش محتوای پرولین گردید. اگرچه تنش خشکی موجب افزایش محتوای پرولین برگ و کاهش طول دم گل آذین و سطح برگ پرچم در هر دو گروه لاین‌های حساس و متحمل گردید، اما این تغییرات بطور معنی‌داری در لاین‌های متحمل کمتر از لاین‌های حساس بود. از اینرو شاید بتوان از صفات فیزیولوژیک محتوای اسید آمینه پرولین، طول دم گل آذین و سطح برگ پرچم در شرایط تنش نسبت به شرایط مطلوب آبی، بعنوان ابزاری برای انتخاب لاین‌های متحمل به خشکی گندم نان استفاده کرد.

کلمات کلیدی: محتوای کلروفیل، میزان پرولین، لاین نوترکیب، تنش خشکی و صفات فیزیولوژیک

مقدمه:

تحقیقات بنیادی در درک واکنش‌های فیزیولوژیک گیاهان به تنش خشکی اجرا شده است در حالی که اختلاف بین عملکرد در شرایط طبیعی و تنش و عدم پایداری معضل مهم می‌باشد. بنابراین ایجاد ارقام متحمل به خشکی دارای عملکرد پایدار بعنوان راهکار مهم در تولید تضمینی غذا برای نسل‌های آینده مطرح می‌باشد (Cattivellia et al., 2008). برای این منظور لازم است جنبه‌های فیزیولوژیک تحمل خشکی مورد مطالعه قرار

گیاهان در طول دوره رشد در معرض انواع تنش‌های زنده (آفات و بیماری‌ها) و تنش‌های غیر زنده (خشکی و شوری و گرما) قرار داشته که آنها را وادار به واکنش‌های فیزیولوژیک می‌نماید (Tas et al., 2007). خشکی یکی از مهمترین تنش‌های محیطی در کشاورزی است و تلاش‌های زیادی برای اصلاح گیاهان، تحت تنش آبی انجام شده است، در این راستا

کوچک شدن برگ‌ها می‌شود، عموماً گیاهان متحمل به خشکی دارای برگ‌های کم عرض و طول هستند. در آزمایشات Sanchez-Blanco و همکاران (۲۰۰۴) گزارش شده است که تنش خشکی سطح برگ و سرعت رشد آن را کاهش می‌دهد، همچنین Blum (۲۰۰۵) پیشنهاد می‌کند که کوچک شدن سطح برگ در شرایط خشکی از کاهش دست رفتن آب برگ‌ها جلوگیری می‌کند و به نظر می‌رسد که تنش در مراحل ابتدایی باعث افزایش سطح برگ شود که گیاه بتواند مواد فتوسنتزی بیشتری تولید کند و سریعتر دوران تکاملی خود را به پایان رساند، اما با افزایش شدت تنش گیاه سطح برگ خود را تعدیل می‌کند.

وجود ذخایر بیشتر آسمیلات‌ها در ساقه‌ی ژنوتیپ‌های پابلند و مصرف آنها در دوران پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی انتهایی در این رابطه می‌تواند نقش داشته باشد، ارتفاع بوته گندم از صفاتی است که در سال‌ها پیش نظر محققین اصلاح نباتات را به خود معطوف کرده است، اگرچه ارقام پابلند به شرایط نامطلوب محیطی سازگاری خوبی دارند و با حداقل مراقبت عملکرد نسبتاً مناسبی تولید می‌کنند ولی در کشاورزی نوین، در اثر بکارگیری شیوه‌های مدرن کشت و استفاده از کودهای شیمیایی رشد رویشی افزایش داشته و خسارات جبران ناپذیری به‌علت وقوع پدیده خوابیدگی محصول در ارقام پابلند و حساس ایجاد شده است، بنابراین در شرایط نرمال ارقام پاکوتاه و در شرایط تنش خشکی ارقام پابلند ارجحیت دارند (Huyuan et al., 2007).

دم گل آذین یا بالاترین میانگرمه ساقه به عنوان یکی از اندام‌های تأمین کننده هیدرات کربن دانه در گیاه گندم محسوب می‌شود و در بسیاری از تحقیقات کشاورزی ارتباط این اندام با عملکرد و اجزای عملکرد مورد ارزیابی قرار گرفته است (Fleury et al., 2010). تجمع مقادیر قابل توجهی از کربوهیدرات‌های مازاد بر نیاز گیاه در دم گل آذین و انتقال مجدد آنها به دانه‌های در حال پر شدن یکی از دلایل اهمیت این اندام در تعیین عملکرد دانه گندم بیان شده است. در تحقیقی توسط Wardlow و Wilenbrink (۱۹۹۴) روی گندم

داده و صفات فیزیولوژیکی مطلوب تعیین و در برنامه‌های به نژادی استفاده نمود. تحمل خشکی یک صفت ساده و تک ژنی نیست، بلکه یک صفت کمی و پیچیده با جنبه‌های مختلف می‌باشد. بنابراین تحمل خشکی حاصل ترکیبی از صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی است که با محتوای کلروفیل، تجمع پرولین، طول و عرض برگ پرچم، اندازه دم گل آذین و پارامترهای دیگر مرتبط می‌باشد. گیاهان در هنگام تنش خشکی با تغییراتی که در برخی از خصوصیات فیزیولوژیک خود ایجاد می‌کنند به تنش‌های محیطی پاسخ می‌دهند. یکی از این پاسخ‌ها تجمع پرولین است، پرولین به عنوان تنظیم کننده‌ی مؤثر در K^+ ، کانال‌های نفوذپذیر یونی می‌باشد، علاوه بر این تأثیر مستقیمی بر هموستازی داخل سلولی K^+/Na^+ دارد (Cuin and Shabala, 2007) و سطح فعالیت گونه‌های اکسیژنی را در طی تنش اسمزی کاهش می‌دهد (Hong et al., 2000). ضمن اینکه سطح بیان تولید پرولین در اثر مواجهه با تنش‌ها افزایش می‌یابد و به عنوان محافظ اسمزی عمل می‌کند و با محافظت غشاء پلاسمایی در برابر رادیکال‌های آزاد کاهش ناشی از خسارت نوری باعث پایداری مجموعه‌ای فتوسیستم II و حفظ ساختار آنزیم‌ها و پروتئین‌ها می‌شود (Sivakumar et al., 2000).

کمبود آب سبب آسیب به رنگدانه‌ها و پلاستیدها می‌شود، حفظ غلظت کلروفیل تحت تنش به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند. برخی تحقیقات نشان دادند که ارقام پاکوتاه گندم با سطح برگ پرچم کوچکتر، غلظت کلروفیل بیشتر و ظرفیت تبادل خالص CO_2 بیشتری در مقایسه با ارقام پابلند دارند، به نظر می‌رسد که کاهش فتوسنتز تحت تنش تا حدی به واسطه‌ی کاهش غلظت کلروفیل است (Hong et al., 2000).

تنش رطوبتی بر گسترش برگ تأثیر گذاشته و مقدار تجمع موادآلی را در این اندام به شدت تغییر می‌دهد و به این دلیل که رشد زایشی و تشکیل دانه در شرایط تنش رطوبتی به این ذخایر وابسته است، این صفت دارای اهمیت بسیار است. تنش‌های غیر زنده همانند خشکی که در طول مراحل مختلف گیاه اتفاق می‌افتد بسیاری از خصوصیات سبزینه گیاهی را نسبت به شرایط مطلوب رطوبتی تغییر داده و گاهی موجب

اعمال رژیم‌های آبیاری براساس اطلاعات تشت تبخیر و رطوبت وزنی خاک در عمق مؤثر نفوذ ریشه انجام شد. حجم آب آبیاری بر مبنای رسیدن رطوبت خاک تا عمق مورد نظر به حد ظرفیت مزرعه و مقدار آب لازم در هر کرت در هر آبیاری طبق رابطه زیر اندازه‌گیری شد (Zimmerman, 2002).

$$W=(FC-\theta)pDA$$

در این رابطه، W = حجم آب مصرفی بر حسب متر مکعب، FC = درصد وزن رطوبت خاک در ظرفیت مزرعه، θ = درصد وزنی رطوبت نمونه خاک، D = عمق آب آبیاری و A = مساحت کرت بر حسب متر مربع می‌باشد. برای محاسبه عمق آب آبیاری نمونه‌های خاک از عمق ۳۰-۰ سانتی‌متر برداشت شد و درصد رطوبت وزنی خاک در حد ظرفیت مزرعه (FC معادل ۰/۳ مگا پاسگال) و رطوبت پژمردگی دایمی (۱/۵ مگاپاسگال) بدست آمد و پس از آن عدد بدست آمده در عمق توسعه ریشه ضرب شد و با اعمال ضریب تخلیه مجاز مدیریتی (با توجه به بافت خاک مزرعه و نوع گیاه ۵۰-۸۰ درصد) میزان عمق آب آبیاری محاسبه شد.

برای اندازه‌گیری مقدار آب مصرفی در هنگام آبیاری از پارشال فلوم شماره ۴ استفاده شد. دبی آب پارشال فلوم پس از ثابت شدن جریان آب سرریز با استفاده از فرمول زیر اندازه‌گیری شد. پس از تقسیم حجم کل آب لازم بر دبی پارشال فلوم مدت زمان ورود آب به هر کرت مشخص شد (Zimmerman, 2002).

$$Q=0.294H^{2/102}$$

در این فرمول Q = دبی آب ورودی به پارشال فلوم بر حسب لیتر در ثانیه، h = ارتفاع آب در پارشال فلوم بر حسب سانتی‌متر می‌باشد. زمان لازم برای هر کرت با استفاده از رابطه زیر محاسبه شد (Zimmerman, 2002):

$$t=W/Q$$

که در این رابطه W = حجم آب لازم (لیتر)، Q = دبی آب ورودی (لیتر در ثانیه)، t = مدت زمان آبیاری (ثانیه).

خصوصیات مورد اندازه‌گیری شامل محتوای کلروفیل، میزان پرولین برگ پرچم، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، طول پدانکل، ارتفاع بوته و عملکرد دانه بود.

در استرالیا مشاهده گردید که قسمت پایین دم گل آذین که به وسیله غلاف برگ پرچم پوشیده شده بود بیشترین مواد فتوسنتزی را در خود تجمع داد و بالاترین نقش را در انتقال مجدد داشته و در شرایط تنش خشکی این اندام از کاهش شدید عملکرد دانه جلوگیری می‌کند. دانش موجود برای کنترل ژنتیکی صفات مرتبط با خشکی کافی نمی‌باشد و نمی‌توان از آنها در برنامه‌های به‌نژادی استفاده نمود، بنابراین به روش‌هایی برای تأکید بیشتر، بر روی جنبه‌های ژنتیکی و مدیریت ژن‌های سازگار با شرایط تنش خشکی نیاز می‌باشد. این پژوهش به منظور بررسی جنبه‌های فیزیولوژیک در لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم حاصل از تلاقی دو رقم گندم متحمل و حساس به خشکی در دو شرایط آبی عادی و کم‌آبی اجرا شده است.

مواد و روش‌ها:

این مطالعه در سال زراعی ۱۳۹۰ - ۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان واقع در لورک نجف آباد در ۴۰ کیلومتری جنوب غربی اصفهان در عرض جغرافیایی ۲۲ درجه و ۳۲ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۵۱ درجه و ۳۲ دقیقه شرقی و ارتفاع از سطح دریا ۱۶۳۰ متر، اجراء شد. بر پایه طبقه‌بندی کوپن این منطقه دارای اقلیم نیمه خشک و خنک با تابستان‌های خشک است. متوسط بارندگی و درجه حرارت منطقه به ترتیب ۱۴۰ میلی‌متر و ۱۴/۵ درجه سانتی‌گراد می‌باشد. خاک مزرعه دارای بافت لومی رسی با جرم مخصوص ظاهری ۱/۴ گرم بر سانتی‌متر مکعب و $pH=7/8$ می‌باشد. اعمال تنش رطوبتی در مرحله ساقه روی و با استفاده از تشت تبخیر کلاس A، اجراء شد. آبیاری در حالت عدم تنش کم آبی پس از ۷۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی و در حالت تنش کم آبی پس از ۱۳۰ میلی‌متر تبخیر تجمعی صورت می‌گرفت. تعداد ۱۶۹ لاین اینبرد نوترکیب حاصل از تلاقی دو رقم متحمل به خشکی Seri M82 و حساس به خشکی Babax گندم که از مرکز بین‌المللی اصلاح گندم و ذرت (CIMMYT) واقع در مکزیک تهیه شده بود، استفاده شد. لاین‌ها در یک طرح لاتیس ۱۳×۱۳ با چهار تکرار (دو تکرار شاهد و دو تکرار تنش خشکی) مورد بررسی قرار گرفتند.

عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، طول پدانکل، ارتفاع بوته و عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی بودند. در حالیکه در شرایط عدم تنش خشکی (عادی) لاین‌های نوترکیب از لحاظ بیشتر صفات از جمله میان صفات فیزیولوژیک مورد بررسی معلوم شد که معیار میزان افزایش پرولین در لاین‌های متحمل به خشکی شاخص مناسب‌تری برای نشان دادن تحمل به خشکی بوده است زیرا پرولین تحت تنش خشکی افزایش بیشتری از خود نسبت به شاهد نشان داد که در اثر این تنش، افزایش پرولین در لاین‌های متحمل نسبت به لاین‌های حساس بیشتر بوده است. نتایج تجزیه واریانس نشان داد لاین‌های نوترکیب گندم در شرایط بدون تنش رطوبتی تفاوت معنی‌داری از لحاظ میزان پرولین نداشته‌اند در حالی‌که در شرایط تنش رطوبتی از لحاظ این صفت تفاوت، بسیار معنی‌دار ($P < 0.01$) بود (جدول ۱ و ۲).

میانگین کل پرولین با توجه به جدول ۳ در شرایط شاهد و تنش خشکی به ترتیب ۱/۱۱ و ۲/۲۱ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه بود که در اثر تنش رطوبتی به میزان ۹۸/۷۵ درصد افزایش محتوای پرولین مشاهده شد. براساس آزمون مقایسه میانگین بین لاین‌های اینبرد نوترکیب، لاین‌های ۶۶، ۸۲، ۷۰، ۶۳، ۴۳، ۱۰۲، ۱۲۷ و ۱۳۴ بیشترین افزایش محتوای پرولین و لاین‌های ۱۶۱، ۱۴۳، ۱۴۹ و ۳۸ کمترین افزایش محتوای پرولین را داشتند. با توجه به نتایج جدول ۳ میزان محتوای پرولین در لاین‌های متحمل در شرایط عادی رطوبتی ۰/۶ میلی‌گرم بر گرم و در شرایط تنش رطوبتی ۲/۸ میلی‌گرم بر گرم برگ و لاین‌های حساس در شرایط عادی رطوبتی ۱/۸ و در شرایط تنش رطوبتی ۱/۹ میلی‌گرم بر گرم برگ تازه بودند، ضمن اینکه بین محتوای پرولین لاین‌های مزبور با عملکرد دانه هماهنگی کاملی وجود داشته است (جدول ۳). قابل ذکر است که چنین هماهنگی بین تاثیرپذیری محتوای پرولین برگ و عملکرد دانه لاین‌های نوترکیب حساس و متحمل به تنش خشکی برای سایر صفات مورد مطالعه مشاهده نگردید و بنابراین می‌توان اظهار نمود که در این آزمایش محتوای پرولین بعنوان بهترین شاخص تحمل به تنش خشکی شناخته شد. Bandurska و

میزان کلروفیل با دستگاه اسپکتروفتومتر (U - 1800, Hitachi, Japan در طول موج‌های ۶۶۳ و ۶۴۵ نانومتر در مرحله پس از گرده افشانی با استفاده از روش Lichtenthaler و Buschmann (۲۰۰۱) اندازه‌گیری شد. جهت محاسبه غلظت کلروفیل‌های a, b و کل (بر حسب میلی‌گرم در گرم برگ تازه) ترتیب از روابط ۱، ۲ و ۳ استفاده شد:

$$[chl a](mgg^{-1}) = [(12.7 \times Abs663) - (2.6 \times Abs645)] \times ml \text{ Acetone} / mg$$

$$[chl b](mgg^{-1}) = [(22.9 \times Abs645) - (4.68 \times Abs663)] \times ml \text{ Acetone} / mg$$

$$[chl total](mgg^{-1}) = [chl a] + [chl b]$$

در این روابط chl a، chl b و chl a + chl b به ترتیب غلظت کلروفیل‌های a، b و کل و Abs645 و Abs663 عبارت از جذب در طول موج‌های ۶۴۵ و ۶۶۳ نانومتر می‌باشند.

محتوای پرولین برگ با استفاده روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) اندازه‌گیری شد. بدین ترتیب که اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۲۰ نانومتر و با توجه به منحنی استاندارد حاصل از غلظت‌های مختلف پرولین در مرحله بس از گرده افشانی، برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ محاسبه شد.

اندازه‌گیری عرض برگ پرچم از پهن ترین قسمت برگ و طول برگ پرچم از قسمت محل اتصال برگ به ساقه تا نوک برگ و طول دم گل آذین از قسمت آخرین گره تا ابتدای خوشه با استفاده از خط کش و مساحت برگ با استفاده از دستگاه green leaf area meter (OSK-Model GA-5) اندازه‌گیری شد. محاسبات آماری از جمله تجزیه واریانس و مقایسه میانگین با استفاده از نرم افزار SAS، انجام گرفت. میانگین لاین‌ها با استفاده از آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار ($LSD_{0.05}$) مورد مقایسه قرار گرفتند.

نتایج و بحث:

در مطالعه حاضر تاثیر خشکی بر روی لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم مورد بررسی قرار گرفت و نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که لاین‌های نوترکیب مورد ارزیابی دارای تفاوت معنی‌داری از نظر صفات مورد مطالعه مشتمل بر کلروفیل، میزان پرولین برگ پرچم، طول برگ پرچم،

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی لاین‌های اینترکامپلکس پطرسه در شرایط عدم تنش خشکی

صفت	میانگین مرتصات										درجه آزادی	تیمار
	مجموعه عملکرد دانه	میزان ارتفاع بوته	عرض برگ	طول برگ	مساحت برگ	طول پدانکل	کلروفیل a+b	کلروفیل b	کلروفیل a	پروتئین		
۱۶۸۵۲	۱۲۹۳	۰/۰۸۶	۰/۳۲	۲۵/۳۳	۰/۲۶	۰/۰۱۶	۰/۰۲۹	۰/۰۸۸	۴/۵۳	۱	تکرار	
۲۰۷۷۴۵۵	۱۵۸/۴۳	۰/۰۳۲***	۱۶/۶۴***	۲۱/۸۱*	۱۶/۰۳***	۰/۳۵***	۰/۱۶***	۰/۱۰۷***	۰/۳۸	۱۶۸	تصحیح نشده	
۷۸۳۷۸۴۷***	۱۵۳/۲۹	۰/۰۲۵***	۱۴/۵۹***	۲۲/۷۲	۱۵/۷۴***	۰/۳۴***	۰/۱۵***	۰/۱۰۳***	۰/۳۸	۱۶۸	تصحیح شده	
۱۰۹۲۰۷۱۵	۹۱/۷۰۸	۰/۰۳۵	۳/۲۵	۵۷/۲۴	۰/۶۴	۰/۰۱۷	۰/۰۰۹	۰/۰۱۴	۰/۰۰۷	۲۴	بلوک تنظیم شده در تکرار	
۷۵۴۶۰۸	۳۸/۹۱	۰/۰۰۸	۰/۰۵۳	۱۰/۰۹	۰/۱۱	۰/۰۲۲	۰/۰۰۶	۰/۰۰۲	۰/۰۰۶	۱۴۴	داخل بلوک	
۲۵۸/۱۳	۳۷۱/۲۹	۱۳۳/۷	۱۵۸/۸۶	۱۲۵/۰۲	۱۵۲/۵۵	۱۴۲/۳	۱۳۰/۱۵	۱۵۸/۳۳	۱۳۰/۷۸		بازدهی نسبت به خطا	

** معنی دار بودن در سطح ۱ درصد

(/)/RCBD

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس صفات فیزیولوژیک در لاینهای ایتبرد نوترکیب گندم در شرایط تنش خشکی

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مریعات									
		پرویلین	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل a+b	طول پدانکل	مساحت برگ	طول برگ	عرض برگ	ارتفاع بوته	عملکرد دانه
تکرار تیمار	۱	۲/۷۹	۰/۴۲	۰/۰۰۱	۰/۴۳	۰/۱۰	۰/۷۵	۰/۰۱	۰/۴۵	۴۱/۵۵	۱۷۹۱۷۰۱۸
تصحیح نشده	۱۶۸	۰/۴۱**	۰/۳۷**	۰/۰۸۳**	۰/۵۹**	۱۷/۱۹**	۱۳/۶۵	۰/۰۲۹**	۱۷/۹۶**	۴۱۳**	۱۶۴۵۵۴
تصحیح شده	۱۶۸	۰/۳۹**	۰/۳۸**	۰/۰۸۳**	۰/۵۹**	۱۷/۲۴**	۶/۳۸	۰/۰۳**	۱۷/۷۶**	۵۰۴**	۱۸۰۳۲۳۳**
بلوک تنظیم شده در تکرار خطا	۲۴	۰/۴۶	۰/۴۲	۰/۰۰۲	۰/۰۳۶	۰/۱۶	۶/۹۷	۰/۰۴	۰/۰۴	۱۹/۱۷	۷۹۰۵۰۷۱
داخل بلوک	۱۴۴	۰/۱۳	۰/۰۴۸	۰/۰۰۲	۰/۰۵۲	۰/۰۳	۳/۷۰	۰/۰۱۵	۰/۰۱۵	۳۳/۶۷	۴۰۵۰۹۷
بازدهی نسبت به RCBD (%)	۱۲۳/۱۴	۱۳۰/۰۱	۱۳۲/۰۹	۱۲۱/۱۲	۱۴۸/۱۵	۱۲۳/۲۷	۱۱۳/۲۴	۱۵۳/۴۹	۱۵۳/۴۹	۱۵۰/۴۹	۳۲۵/۹۹

*، ** به ترتیب معنی دار بودن در سطح ۵ و ۱ درصد.

جدول ۳- مقایسه میانگین صفات مورفو- فیزیولوژیک در لاینهای محمول و حساس در دو شرایط تنش و بدون تنش خشکی

صفات	پرویلین (mg g ⁻¹)	کلروفیل کل (mg g ⁻¹)	طول پدانکل (cm)	مساحت برگ (cm ²)	طول برگ (cm)	عرض برگ (cm)	ارتفاع بوته (cm)	لاین‌های محمول به تنش خشکی			
								طول پدانکل (cm)	مساحت برگ (cm ²)	طول برگ (cm)	
نرمال (شاهد)	۰/۶	۲/۸	۱۳/۲	۲۶	۱۴/۴	۱/۴	۱۰۸	۶۸۷۷	۱۳/۲	۲۶	۱۴/۴
تنش خشکی	۲/۸	۲/۷	۱۲/۳	۱۸	۱۵/۴	۱/۳	۱۰۰	۴۹۳۸	۱۲/۳	۱۸	۱۵/۴

صفات	پرویلین (mg g ⁻¹)	کلروفیل کل (mg g ⁻¹)	طول پدانکل (cm)	مساحت برگ (cm ²)	طول برگ (cm)	عرض برگ (cm)	ارتفاع بوته (cm)	لاین‌های حساس به تنش خشکی			
								طول پدانکل (cm)	مساحت برگ (cm ²)	طول برگ (cm)	
نرمال (شاهد)	۱/۸	۲/۹۲	۱۷/۷	۲۸/۴	۱۸/۹	۱/۶	۱۰۰	۵۳۶۹	۱۷/۷	۲۸/۴	۱۸/۹
تنش خشکی	۱/۹	۱/۴۲	۷/۳	۱۵/۲	۱۰/۴	۱/۰۸	۷۰/۲	۲۸۹۸	۷/۳	۱۵/۲	۱۰/۴

دوران پرشدن دانه دارد، بنابراین قبل از ورود گیاه به مرحله زایشی تنش ملایم خشکی باعث افزایش عملکرد گیاه می‌شود. تفاوت بین لاین‌ها از نظر افزایش یا کاهش محتوای کلروفیل در اثر تنش خشکی ممکن است به علت تفاوت در مرحله رشدی آنها باشد. در این آزمایش نیز به نظر می‌رسد کاهش محتوای کلروفیل به دلیل اندازه‌گیری کلروفیل در مراحل زایشی و پس از اعمال چندین مرتبه تنش خشکی باشد ضمن اینکه کاهش کلروفیل تحت تنش خشکی احتمالاً به واسطه اثر کلروفیلاز و در نتیجه تجزیه کلروفیل می‌باشد. Sayar و همکاران (۲۰۰۸) کاهش محتوای کلروفیل را در اثر تنش خشکی در گندم گزارش کرده‌اند که با نتایج آزمایش حاضر مطابقت دارد. همچنین Lonbani و Arzani (۲۰۱۱) کاهش محتوای کلروفیل را در برخی از ژنوتیپ‌های گندم و تربیتیکاله در اثر تنش خشکی گزارش کردند و Sio-Se Mardeh و همکاران (۲۰۰۶) نیز شاهد کاهش محتوای کلروفیل در اثر تنش خشکی در آزمایش خود بودند.

نتایج تجزیه واریانس در شرایط بدون تنش رطوبتی نشان داد که تفاوت بین لاین‌ها برای طول دم گل آذین در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بوده است (جدول ۱). همچنین در شرایط تنش رطوبتی بین لاین‌ها اختلاف بسیار معنی‌داری مشاهده شد (جدول ۲). میانگین کل طول دم گل آذین لاین‌ها در جدول ۳ ارائه شده است. طول دم گل آذین لاین‌ها در شرایط عادی رطوبتی ۱۴ سانتی‌متر و در شرایط تنش رطوبتی ۹/۵۲ سانتی‌متر بود. تغییرات اندازه‌ی این صفت از شرایط عادی به تنش رطوبتی ۳۲ درصد بود و تنش رطوبتی باعث کاهش اندازه‌ی دم گل آذین لاین‌ها شد. لاین‌های متحمل در شرایط عادی رطوبتی دارای ۱۳/۲ سانتی‌متر و در شرایط تنش رطوبتی ۱۲/۳ سانتی‌متر طول دم گل آذین بودند در حالی‌که لاین‌های حساس در شرایط عادی رطوبتی ۱۷/۷ سانتی‌متر و در شرایط تنش رطوبتی ۷/۳ سانتی‌متر طول دم گل آذین داشتند. تنش رطوبتی در لاین متحمل تغییر چندانی در طول دم گل آذین ایجاد نکرده بود در حالی‌که در لاین‌های حساس این تغییر بسیار چشمگیر بود و باعث اختلاف معنی‌داری در طول

Stroinski (۲۰۰۳) گزارش کردند که میزان پرولین در برگ‌های جو دو برابر افزایش نشان داد که نشان دهنده تحمل به کم آبی بوده است، بطوری‌که ارقام متحمل، پرولین بیشتری نسبت به ارقام حساس داشتند همچنین Mallick و همکاران (۲۰۱۱) شاهد افزایش میزان پرولین در برخی از ژنوتیپ‌های گندم در اثر تنش خشکی بودند که با نتایج مطالعه حاضر مطابقت دارد. لوتز و همکاران (۱۹۹۶) چهار دلیل برای افزایش تجمع پرولین در واکنش گیاه به تنش پیشنهاد کرده‌اند که شامل ۱- تحریک سنتز پرولین از اسیدگلوتامیک، ۲- کاهش صادرات آن از طریق آوند آبکشی، ۳- جلوگیری از اکسیداسیون آن در طول تنش ۴- تخریب و اختلال در فرآیند سنتز پروتئین‌ها.

نتایج تجزیه واریانس در شرایط بدون تنش رطوبتی نشان داد که لاین‌های مورد آزمایش از لحاظ محتوای کلروفیل a، b و مجموع کلروفیل a + b اختلاف بسیار معنی‌داری ($P < 0/01$) داشته‌اند (جدول ۱). در شرایط تنش خشکی نیز اختلاف بسیار معنی‌داری بین لاین‌های مورد بررسی در محتوای کلروفیل وجود داشت. محتوای کل کلروفیل در شرایط بدون تنش رطوبتی در دامنه‌ی بین ۴/۳۲ و ۲/۳۸ (میلی‌گرم/گرم) و در شرایط تنش رطوبتی در دامنه‌ی بین ۴/۰۴ و ۱/۳۷ متغیر بود (جدول ۳). لاین‌های ۱۲۵، ۱۳۶، ۱۲۹، ۱۳۳، ۱۴۹، ۱۴۴ و ۱۴۵ بیشترین کاهش محتوای کلروفیل b و به عنوان لاین‌های حساس و لاین‌های ۱۵۳، ۱۲، ۵۲، ۴۳، ۷۴، ۵۴ و ۸ کمترین کاهش محتوای کلروفیل b و به عنوان لاین‌های مقاوم بودند در حالی‌که اختلاف بین لاین‌های ۱۴، ۸۰، ۱۳، ۱۶۳، ۱۴۹، ۹۱، ۶، ۱ و ۹۶ به عنوان لاین‌های حساس به خشکی در مقابل لاین‌های ۱۰۲، ۱۴۱، ۴۶، ۱۵۴، ۱۶، ۵۰، ۴۷ و ۶۴ متحمل به خشکی برای محتوای کلروفیل a در دو شرایط تنش رطوبتی بسیار معنی‌دار ($P < 0/01$) بود. در مورد تغییرات محتوای کلروفیل در اثر تنش خشکی گزارشات ضد و نقیضی وجود دارد، به نظر می‌رسد گیاه در مراحل ابتدایی تنش سعی در تکمیل چرخه حیاتی خود دارد، بدین‌ترتیب با افزایش مقدار کلروفیل سعی در تولید ماده فتوسنتزی بیشتر و تسریع در

Arzani (۲۰۱۱) شاهد افزایش این صفات در گذر از شرایط مطلوب رطوبتی به شرایط تنش خشکی بودند که این می‌تواند به اختلاف شدت تنش، مدت تنش و زمان اندازه‌گیری صفات بعد از اعمال تنش بستگی داشته باشد همچنین در مطالعه حاضر اندازه‌گیری سطح برگ در مراحل زایشی و پس از چند بار اعمال تنش انجام گرفته است و باعث شد تا سطح برگ پرچم در اثر تنش خشکی کاهش یابد.

ارتفاع بوته اصولاً صفتی ارثی بوده و با زودرسی و دیررسی گیاه ارتباط دارد، اغلب ژنوتیپ‌های دیررس در مقام مقایسه با ژنوتیپ‌های زودرس از ارتفاع بیش‌تری برخوردارند (Mittler, 2006). تفاوت بین دو تیمار رطوبتی برای ارتفاع بوته در مرحله رسیدگی دانه از لحاظ آماری بسیار معنی‌دار ($P < 0/01$) بود. بنابراین تنوع ژنتیکی کافی برای انتخاب از نظر این صفت وجود دارد. میانگین کل ارتفاع بوته لاین‌ها در شرایط عادی رطوبتی ۱۱۰ سانتی‌متر و در شرایط تنش رطوبتی ۹۳/۴ سانتی‌متر بود (جدول ۳). لاین‌های متحمل در شرایط عادی رطوبتی دارای ارتفاع بوته ۱۰۸ سانتی‌متر و در شرایط تنش رطوبتی ۱۰۴ سانتی‌متر بودند. ارتفاع بوته لاین‌های حساس در شرایط عادی رطوبتی ۱۰۰ سانتی‌متر و در شرایط تنش رطوبتی ۷۰/۲ سانتی‌متر بوده و تنش رطوبتی باعث شد تا لاین‌های حساس در واکنش به تنش رطوبتی کاهش بیشتری در این صفات داشته باشند در حالی که لاین‌های متحمل تغییر چندانی در این صفات نداشتند (جدول ۳). ارتفاع بوته تحت تأثیر تنش خشکی ۱۵/۱۰ درصد کاهش پیدا کرد و اختلاف بین لاین‌ها در مورد این صفت تفاوت معنی‌داری ($P < 0/01$) را نشان دادند. در مطالعات انجام شده توسط Sio-Se Mardeh و همکاران (۲۰۰۶) نیز تأثیر خشکی بر روی گندم گزارش کردند که تنش خشکی سبب کاهش ارتفاع بوته از شرایط بهینه به تنش رطوبتی شده است که با نتایج مطالعه حاضر هماهنگی دارد و کاهش ارتفاع بوته احتمالاً می‌تواند به خاطر کاهش مرحله رویشی و فرار از خشکی و تکمیل سریع مرحله زایشی باشد.

دم گل آذین در گذر از شرایط عادی به تنش رطوبتی شد (جدول ۳). این اختلاف در کاهش طول دم گل لاین‌های حساس و عدم تاثیرپذیری آن در لاین‌های متحمل را می‌توان اینگونه توجیه نمود که برگ پرچم منبع اصلی شیره پرورده بوده در حالی که دم گل به عنوان اندام توزیع‌کننده شیره پرورده از جمله کربوهیدرات‌ها عمل می‌کند و بنابراین در لاین‌های متحمل در شرایط تنش رطوبتی فتوسنتز کمتر تحت تاثیر تنش قرار گرفته و شیره پرورده کافی برای رشد و نمو دم گل و همین‌طور انتقال به دانه‌ها موجود بوده است (Kong et al., 2010).

نتایج تجزیه واریانس در شرایط بدون تنش رطوبتی نشان دهنده اختلاف بسیار معنی‌دار لاین‌های مورد بررسی برای صفات طول و عرض برگ بود در حالی که برای مساحت برگ پرچم اختلاف معنی‌دار مشاهده نشد. به همین منوال در شرایط تنش رطوبتی برای طول و عرض برگ پرچم اختلاف بسیار معنی‌دار ($P < 0/01$) و برای مساحت برگ پرچم اختلاف معنی‌داری ($P < 0/05$) بین لاین‌ها مشاهده شد (جدول ۱ و ۲). لاین‌های متحمل در شرایط عادی رطوبتی دارای ۲۶ سانتی‌متر مربع مساحت برگ پرچم و در شرایط تنش رطوبتی دارای ۱۸ سانتی‌متر مربع و لاین‌های حساس در شرایط عادی رطوبتی دارای ۲۸/۴ سانتی‌متر مربع و در شرایط تنش رطوبتی ۱۵/۲ سانتی‌متر مربع از لحاظ این صفت بودند و لاین حساس در گذر از شرایط عادی رطوبتی به شرایط تنش رطوبتی کاهش معنی‌داری در این صفت از خود نشان دادند (جدول ۳). بنابر نظر Paroda (۲۰۰۵) توسعه سطح برگ جنبه دیگری در واکنش به خشکی است اما در حالت تشدید تدریجی خشکی، گیاهان سطح برگ خود را تعدیل می‌کنند تا اتلاف آب از سایه انداز گیاه متناسب با آب موجود در خاک تنظیم شود. هدر روی آب از سطح گیاه عمدتاً به مساحت تعرق‌کننده گیاه وابسته است (Mittler, 2006). کاهش مساحت برگ، طول و عرض برگ پرچم در شرایط تنش خشکی را نیز می‌توان در مطالعات Huyuan و همکارانش (۲۰۰۷) مشاهده شد که با نتایج آزمایش حاضر مطابقت دارد در حالی که Lonbani و

منابع:

- Agronomy Research 9: 315–329.
- Lutts, S. J., Kint M. and Bouharmont J. (1996) Effect of various salts and mannitol on proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice callus cultures. *Plant Science* 27: 55-60.
- Mallick, S. A., Gupta, M., Mondal, S. K. and Sinha, B. K. (2011) Characterization of wheat (*Triticum aestivum*) genotypes on the basis of metabolic changes associated with water stress. *Indian Journal Agriculture Science* 81: 767–71.
- Mittler, R. (2006) Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Science* 11:15-19.
- Paroda, R. (2004) Scaling-up: how to reach a billion resource-poor farmers in developing countries. New directions for a diverse planet". Proceedings of 4th International Crop Science Congress, 26 Sep – 1 Oct 2004, Brisbane, Australia
- Sanchez-Blanco, M. J., Rodriguez, P., Olmos, E., Morales, M. A. and Torrecillas, A. (2004) Differences in the effects of simulated sea aerosol on water relations, mineral content and ultrastructural in *Cistus albidus* and *Cistus monspeliensis* plants. *Journal Environment Quality* 33: 1369-1375.
- Sayar, R., Khemira, H., Kameli, A. and Mosbahi, M. (2008) Physiological tests as predictive appreciation for drought tolerance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Agronomy Research* 6: 79-90.
- Sio-Se Mardeh, A., Ahmadi, A., Poustini K., and Mohammadi, V. (2006) Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. *Field Crops Research* 98: 222–229.
- Sivakumar, P., Sharmila, P. and Saradhi, P. P. (2000) Proline alleviates salt-stressed induced enhancement in ribulose-1, 5-bisphosphate oxygenase activity. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 279: 512–515.
- Tas, S. and Tas, B. (2007) Some physiological responses of drought stress in wheat genotypes with different ploidity in Turkiye. *World Journal of Agricultural Sciences* 3:178-183.
- Wardlaw, I. F. and Wilenbrink, J. (1994) Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation of sucrose synthase and sucrose phosphate synthase. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21: 255-271.
- Zimmerman, J. D. (2002) *Irrigation*, John Wiley & Sons Inc. New York.
- Bandurska, H. and Stroinski, A. (2003) ABA and proline accumulation in leaves and roots of wild (*Hordeum spontaneum*) and cultivated (*Hordeum vulgare*) barley genotypes under deficit water conditions. *Acta Physiologiae Plantarum* 25: 55-61.
- Bates, L. S., Waldren, R. P. and Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39:205–207
- Blum, A. (2005) Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential- are they compatible, dissonant, or mutually exclusive. *Australian Journal of Agricultural Research* 56:1159-1168.
- Cattivella, L., Rizza, F., Badeck, F. W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A. M., Francia, E., Mare, C., Tondelli, A. and Michele Stanca, A. (2008) Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research* 105: 1–14.
- Cuin, T. A. and Shabala, S. (2007) Compatible solutes reduce ROS-induced potassium efflux in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell Environment* 30: 875–885.
- Fleury, D., Jefferies, S., Kuchel, H. and Langridge, P. (2010) Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany* 61: 3211-3222.
- Hong, Z. L., Lakkineni, K., Zhang, Z. M. and Verma, D. P. S. (2000) Removal of feedback inhibition of D1-pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiology* 122: 1129–1136.
- Huyuan, F., Xue, Li. S. and Wang, L. X. (2007) The interactive effects of enhanced UV-B radiation and soil drought on spring wheat. *South African Journal of Botany* 73: 429–434.
- Kong, L. A., Wang, B. Feng, S. D. Li, J. S. Si, and B. Zhang, (2010) The structural and photosynthetic characteristics of the exposed peduncle of wheat (*Triticum aestivum* L.): an important photosynthate source for grain-filling. *BMC Plant Biology* 10: 141–151.
- Lichtenthaler, H. K. and Buschmann C. (2001) Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current Protocols in food Analytical Chemistry* F4.3.1–F4.3.8.
- Lonbani, M. and Arzani, A. (2011) Morpho-physiological traits associated with terminal drought-stress tolerance in triticale and wheat.