

تأثیر تنش خشکی انتهای فصل بر برخی صفات فیزیولوژیک گندم (*Triticum aestivum* L.)

علی اکبر اسدی^۱ و اکرم حاتمی^{۲*}

^۱ مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان زنجان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، زنجان

^۲ مؤسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال واحد استان زنجان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، زنجان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۰۱/۱۸، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۹/۰۸/۱۲)

چکیده

تنش آبی انتهای فصل از مهم‌ترین تنش‌های محیطی در غلات است که مورفولوژی، فیزیولوژی و بیوشیمی گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد و اثرات عمده‌ای بر تولیدات کشاورزی می‌گذارد. این آزمایش با هدف بررسی تأثیر تنش خشکی انتهای فصل بر تغییرات صفات فیزیولوژیکی گندم در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با سه تکرار در دو سال زراعی ۹۳-۹۲ و ۹۴-۹۳ در مزرعه تحقیقاتی پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای کرج انجام گرفت. هفت نسل مختلف گندم شامل دو والد Gasspard و لاین DN11 به همراه نسل‌های F₁، F₂، F₃، BC₁ و BC₂ در دو شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی انتهای فصل به‌طور جداگانه کشت گردیدند و با هم مقایسه شدند. آخرین آبیاری در شرایط تنش کمبود آب بعد از مرحله گرده‌افشانی انجام شد. افزایش معنی‌داری در شاخص زنده‌مانی و کاهش معنی‌دار در عملکرد دانه تک بوته در شرایط تنش مشاهده شد. برای صفات شاخص کلروفیل و ضریب هدایت روزنه‌ای کاهش مشاهده‌شده در شرایط تنش معنی‌دار نبود. از طرفی افزایش غیر معنی‌داری برای تمامی پارامترهای فلورسانس کلروفیل در شرایط تنش مشاهده شد. از طرفی بین نسل‌های مورد بررسی از لحاظ تمامی صفات فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شده (به‌جز کارایی فتوسنتزی) اختلاف معنی‌داری مشاهده شد که نشان‌دهنده وجود تنوع در بین این نسل‌ها برای این صفات بود که می‌تواند در برنامه‌های گزینش مورد توجه قرار گیرد.

واژه‌های کلیدی: شاخص زنده‌مانی، شاخص کلروفیل برگ، ضریب هدایت روزنه‌ای، فلورسانس کلروفیل

مقدمه

(بازتاب) خواهد کرد که به آن فلورسانس کلروفیل می‌گویند (حسینی و همکاران، ۱۳۸۶). اگر چه مقدار کل فلورسانس کلروفیل خیلی کم است (۱ تا ۲٪ کل نور جذب‌شده) اما اندازه‌گیری آن کاملاً آسان است (Maxwell and Johnson, 2000). مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل شامل F₀ حداقل فلورسانس در برگ سازگار شده با تاریکی، F_m حداکثر فلورسانس در برگ سازگار شده با تاریکی، F_v میزان تغییر فلورسانس یا فلورسانس متغیر از برگ سازگار شده با تاریکی،

فلورسانس در معنی لغوی بازتاب نور است. چنانچه مقدار ملایمی از نور بر روی واحدهای فتوسنتزی موجود در غشای تیلاکوئید تابیده شود، رنگ‌دانه‌های موجود در آنتن‌های جمع‌آوری‌کننده نور آن را دریافت و با طول‌موج نور قرمز آن را به مرکز واکنش فتوسیستم منتقل می‌نمایند. اگر به هر دلیلی در فتوسیستم II زنجیره انتقال الکترون، پذیرش الکترون جدید صورت نگیرد انرژی به‌صورت نور قرمز رنگ فلورسانس

مرحله تولید بیوماس است (Blanco *et al.*, 2000). اثر تنش در کل گیاه، معمولاً به صورت کاهش فتوسنتز و رشد در نظر گرفته می‌شود (Mwanamweng *et al.*, 1999). به‌طور کلی فرض بر این است که تنش خشکی به‌علت تأثیر در بسته‌شدن روزنه‌ها و در نتیجه کاهش دسترسی به CO_2 در مزوفیل (بجای اثر مستقیم روی میزان فتوسنتز ظاهری) باعث کاهش فتوسنتز گیاه می‌شود (Yordanov *et al.*, 2001). بسته‌شدن روزنه‌ها یکی از پاسخ‌های اولیه به خشکی است و کاهش موازی در فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای تحت استرس خشکی به دفعات قبلاً گزارش شده است (Koc *et al.*, 2003). یافته‌های علمی نشان می‌دهد که تنش خشکی متابولیسم مزوفیل را متأثر و از طریق کاهش سنتز RUBP و کاهش فعالیت روبیسکو و یا هر دو ظرفیت فتوسنتزی را کاهش می‌دهد (Lawler, 1995). جلوگیری از رشد همراه با بسته‌شدن روزنه‌ها جزء اولین پاسخ‌های گیاهان به خشکی است (Klamkowski and Treder, 2006). مکانیسم فتوسنتزی در کلروپلاست‌ها عمدتاً پیچیده است و در طی مراحل اولیه خشکی محدودیت عمده در فتوسنتز ناشی از بسته‌شدن روزنه‌ها است (Chaves, 2002). نقصان در فتوسنتز خالص در اثر تنش خشکی بیشتر به بسته‌بودن روزنه یا همان کاهش هدایت روزنه‌ای مربوط است (احمدی موسوی و همکاران، ۱۳۸۹; Polley, 2002).

گیاهان تحت تنش، توسط تنظیم روزنه‌ای از اتلاف زیاد آب از طریق تعرق جلوگیری می‌کنند (Chinnusamy *et al.*, 2004). همچنین افزایش در کارایی تعرق می‌تواند هم به دلیل افزایش میزان فتوسنتز و هم به دلیل کاهش هدایت روزنه‌ای باشد (Polley, 2002). نتایج مطالعه Ahmadi و Baker (۲۰۰۱) نشان داد که تنش آبی میزان کلروفیل برگ را در گیاه گندم کاهش می‌دهد، درحالی‌که در تحقیقات دیگر چنین کاهش در کلروفیل گیاه گندم، در شرایط تنش مشاهده نشده است (Hamada, 1996). کاهش میزان محتوای کلروفیل در شرایط تنش آبی، احتمالاً به دلیل افزایش تخریب این رنگیزه‌ها و یا کاهش ساخت آن‌ها و همچنین، اختلال در فعالیت آنزیم‌های مسئول سنتز رنگدانه‌های فتوسنتزی است (Erdem

F_v/F_m حداکثر کارایی یا عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگار شده با تاریکی و F_v/F_0 عملکرد فتوسنتزی می‌باشند. کارایی مطالعات فلورسانس کلروفیل به عوامل بیرونی و درونی زیادی وابسته بوده و در تغییرات F_m یا فلورسانس حداکثر نیز منعکس می‌گردد (Maxwell and Johnson, 2000). فلورسانس اولیه یا F_0 تحت تأثیر تنش‌های محیطی که تغییرات ساختاری در مراکز واکنش اولیه فتوسیستم II به وجود می‌آورند قرار گرفته، بنابراین، خسارت خشکی و گرما با خسارت به مراکز واکنش فتوسیستم II موجب افزایش شدید F_0 می‌گردند (Paknejad *et al.*, 2007; Araus *et al.*, 1998; Bobo and Planchon, 1992).

تکنیک فلورسانس کلروفیل به‌عنوان یک روش سریع، حساس و غیرتخریبی در مطالعات اکوفیزیولوژی گیاهی مورد توجه بسیار قرار گرفته است (Baker and Rosenqvist, 2004; Sayed, 2003; Maxwell and Johnson, 2000). در این تکنیک از شاخص‌ها و روش‌های متعددی برای مطالعه فرآیندهای دخیل در خاصیت فلورسانس کلروفیل استفاده می‌گردد. به‌عنوان مثال، در حالت عادت‌کرده به تاریکی، پارامتر حداکثر کارایی یا عملکرد کوانتومی فتوسیستم (F_v/F_m) نشان‌دهنده حداکثر کارایی کوانتوم فتوسیستم II بوده و شاخص حساس برای عملکرد فتوسنتزی گیاه می‌باشد (Johnson *et al.*, 1993). بنابراین، در مطالعات متعددی برای گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی مورد استفاده قرار گرفته است (Slafer and Araus, 1998). فلورسانس کلروفیل از مشخصات کلروپلاست می‌باشد ولی از آنجایی که بسیاری از پروتئین‌های مجموعه‌های برداشت‌کننده نور و مراکز واکنش هر دو فتوسیستم، توسط ژن‌های هسته‌ای رمز می‌شوند (Maxwell and Johnson, 2000)؛ بنابراین، کارایی فتوسنتز به‌شدت تحت تأثیر ژن‌های هسته‌ای قرار دارد. به‌عنوان مثال، کروموزوم 3D در گندم یکی از عوامل کلیدی در تعیین کارایی کوانتوم فتوسیستم II می‌باشد (Bobo and Planchon, 1992). بنابراین، وراثت آن نیز تا حد زیادی تابع ژن‌های هسته‌ای خواهد بود. اسیملاسیون خالص CO_2 از طریق فرآیند فتوسنتز، اولین

شاخص کلروفیل برگ، ضریب هدایت روزنه‌ای، عملکرد کل و فلورسانس کلروفیل. در اندازه‌گیری صفات مربوط به ضریب هدایت روزنه‌ای و فلورسانس کلروفیل به علت ماهیت صفت‌ها (تأثیر زیاد شرایط محیطی روی پارامترهای اندازه‌گیری شده) و زمان‌بر بودن اندازه‌گیری آن‌ها از نسل F_3 استفاده نشد تا بتوان برای شش نسل دیگر در کمترین زمان، اندازه‌گیری‌های مورد نظر را انجام داد.

صفت شاخص کلروفیل برگ (غلظت کلروفیل) که برآوردی از مقدار نسبی کلروفیل کل برگ (Total Relative Chlorophyll Content) می‌باشد. ۱۵ روز پس از گرده‌افشانی در برگ پرچم ساقه اصلی به کمک دستگاه کلروفیل‌سنج همراه، (Hansatech model CL01) در بازه زمانی ساعت‌های ۱۰ تا ۱۴ در روزهای صاف و آفتابی که بیشترین و عمودی‌ترین تابش خورشیدی بر سطح زمین دریافت می‌شود، اندازه‌گیری شد. فلورسانس کلروفیل ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی توسط دستگاه فلورسانس‌متر (Hanstaech Model Pocket Pea) در بازه زمانی ساعت‌های ۱۰ تا ۱۴ روزهای صاف و آفتابی در برگ پرچم اندازه‌گیری شد. پارامترهای اندازه‌گیری شده توسط این دستگاه عبارت بودند از: فلورسانس پایه (F_0)، فلورسانس حداکثر (F_m)، فلورسانس متغیر ($F_m - F_v$)، نسبت F_v/F_m (کارایی حداکثر فتوسیستم II)، نسبت F_v/F_0 (عملکرد فتوستتزی) و شاخص زنده‌مانی (Performance Index). ضریب هدایت روزنه‌ای ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی از برگ پرچم توسط دستگاه پرومتر همراه (Index Decagon model SC-) اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری صفت عملکرد دانه تک بوته در هر تکرار، از هر کدام از نسل‌های والدینی و F_1 هر کدام ۱۰ بوته، نسل F_2 ۴۰ بوته، هر کدام از نسل‌های بک‌کراس ۲۵-۳۰ بوته و در نهایت از هر کدام از خانواده‌های F_3 ، ۴ تا ۵ بوته تصادفی انتخاب شد و عملکرد آنها اندازه‌گیری شد.

پس از جمع‌آوری اطلاعات ابتدا آزمون نرمال بودن داده‌ها از طریق روش‌های آماری صورت گرفت. سپس تجزیه واریانس داده‌ها به صورت تجزیه مرکب برای دو شرایط آزمایشی آبیاری مطلوب و تنش کمبود آب انجام شد. به جهت

(*et al.*, 2006). همچنین، تنش آبی با کاهش مقدار پروتئین‌های چسبنده به کلروفیل باعث کاهش رنگ‌دانه‌های برداشت‌کننده نوری فتوسیستم II می‌گردد (Yuan *et al.*, 2005).

با ترکیب اطلاعاتی در مورد اساس فیزیولوژیکی محدودیت عملکرد و با استفاده از ابزارهای گزینش جدید، سرعت پیشبرد ژنتیکی تحمل به خشکی قابل افزایش است. از دیدگاه اصلاح نباتات هر صفت ثانویه فیزیولوژیکی باید دارای تنوع ژنتیکی کافی، همبستگی ژنتیکی قوی با عملکرد و وراثت‌پذیری بالاتر نسبت به عملکرد باشد (Jackson *et al.*, 1996). به علاوه، ارزیابی این صفات باید سریع، آسان و ارزان باشد (Araus *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 1993). با توجه به تأثیر تنش‌های محیطی بر صفات فیزیولوژیکی گونه‌های گیاهی و زراعی این تحقیق با هدف بررسی تأثیر تنش خشکی انتهای فصل بر برخی از صفات فیزیولوژیکی گندم نان انجام گرفت.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به منظور ارزیابی اثر تنش خشکی انتهای فصل بر برخی صفات فیزیولوژیکی گندم نان در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با سه تکرار در دو سال زراعی ۹۳-۹۴ و ۹۴-۹۳ در مزرعه پژوهشی پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای کرج انجام گرفت. هفت نسل مختلف گندم شامل دو والد Gasspard (والد مادری) و لاین DN11 (والد پدری) به همراه نسل‌های F_1 ، F_2 ، F_3 ، BC_1 و BC_2 در دو آزمایش مجزا در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی انتهای فصل کشت شدند. هر کدام از والدین در چهار خط، F_1 ها در سه خط، F_2 ها همراه با نسل‌های بک‌کراس هر کدام در چهار خط و در آخر نسل F_3 به صورت ۱۵۰ خط در کنار هم کشت شدند (۱۵۰ خانواده F_3). در تیمار تنش خشکی انتهای فصل، آخرین آبیاری بعد از مرحله شروع گرده‌افشانی انجام شد؛ اما در تیمار آبیاری مطلوب دو نوبت آبیاری بیشتر در مراحل دانه‌بندی و پرشدن دانه نیز انجام گرفت.

صفات اندازه‌گیری شده در این آزمایش عبارت بودند از:

صفات شاخص کلروفیل، ضریب هدایت روزنه‌ای و شاخص زنده‌مانی معنی‌دار بود؛ به عبارت دیگر واکنش ژنوتیپ‌ها در دو شرایط محیطی برای این صفات یکسان نبود. در این صفات تجزیه واریانس در هر شرایط انجام شده و مقایسات میانگین در نمودارهای روند تغییرات نشان داده شده است.

شاخص کلروفیل: بررسی شاخص کلروفیل برگ در دو شرایط تنش کمبود آب انتهای فصل و آبیاری مطلوب نشان داد که شاخص کلروفیل در شرایط تنش کاهش یافت ولی این کاهش معنی‌دار نبود (جدول ۱). میانگین شاخص کلروفیل در شرایط تنش کمبود آب ۵ درصد کاهش نشان داد. با توجه به معنی‌دار شدن اثر متقابل نسل \times محیط مشخص شد که روند تغییرات نسل‌های مختلف در دو محیط یکسان نیست. این اثر متقابل عمدتاً به خاطر واکنش متفاوت والدین و نسل‌های حاصل از تلاقی برگشتی (عمدتاً Gaspard و BC₂) در دو محیط ایجاد شده است و نسل‌های حاصل از تلاقی برگشتی برعکس نسل‌های والدینی در شرایط تنش میزان بیشتری از شاخص کلروفیل را نشان می‌دهند (شکل ۱). فتوستتز به عنوان یکی از فرآیندهای مهم فیزیولوژیکی گیاه است و شدت آن در شرایط کم آبی کاهش می‌یابد و حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی به ثبات فتوستتز در این شرایط کمک می‌کند (Gusegnova et al., 2006; Castrillo and Calcargo, 1989). از جمله دلایلی که برای کاهش محتوای کلروفیل در شرایط تنش خشکی عنوان شده می‌توان به تخریب غشاهای تیلاکوئیدهای کلروپلاست و اکسیداسیون نوری کلروفیل در اثر افزایش فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن (Ashraf et al., 1994; Moran et al., 1994; Alonso et al., 2001) و افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز (Huffaker et al., 1970) اشاره کرد. محتوای کلروفیل برگ‌ها یکی از عوامل کلیدی در تعیین شدت فتوستتز و تولید ماده خشک می‌باشد (Ghosh et al., 2004). از غلظت کلروفیل برگ به عنوان یک شاخص برای ارزیابی قدرت منبع یاد می‌شود (Herzog, 1986) و لذا کاهش در آن در شرایط تنش می‌تواند به عنوان یک عامل محدودکننده غیرروزنه‌ای در کاهش کارایی سطح برگ به حساب آید. برخی بررسی‌ها

تعداد افراد متفاوت درون نسل‌ها امکان داشت در برخی از صفات، تجزیه واریانس معمولی، اختلافات موجود بین نسل‌ها را به درستی نشان ندهد عکس واریانس درون هر تکرار برای هر نسل به عنوان وزن آن نسل استفاده و از تجزیه واریانس وزنی استفاده شد تا به درستی اختلافات معنی‌دار موجود در بین نسل‌ها را نشان دهد. لازم به ذکر است که به دلیل تعداد زیاد نمونه‌های مورد اندازه‌گیری و تأثیر شدید پارامترهای محیطی بر این صفات، در صفات فلورسانس کلروفیل و هدایت روزنه‌ای تنها از ۶ نسل پایه (بدون نسل F₃) و در صفات عملکرد دانه تک بوته و شاخص کلروفیل از ۷ نسل برای اندازه‌گیری صفات استفاده شد. به همین دلیل در جدول تجزیه واریانس درجات آزادی مربوط به منابع تغییر نسل، اثر متقابل نسل در محیط و خطا متفاوت می‌باشد. در مرحله بعد در صورت معنی‌دار بودن اثر متقابل، تجزیه واریانس جداگانه در هر شرایط محیطی صورت گرفت. مقایسات میانگین نیز براساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.2 انجام شد. در نهایت روند تغییرات صفات در نسل‌های مورد بررسی در هر محیط با استفاده از نرم‌افزار اکسل به صورت نمودار نشان داده شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب اختلاف معنی‌داری را بین دو محیط برای صفات شاخص زنده‌مانی و عملکرد دانه تک بوته نشان داد (جدول ۱). مقایسات میانگین افزایش و کاهش معنی‌داری را به ترتیب برای شاخص زنده‌مانی و عملکرد دانه تک بوته در شرایط تنش نشان داد. برای صفات شاخص کلروفیل و ضریب هدایت روزنه‌ای کاهش مشاهده شده در شرایط تنش معنی‌دار نبود. از طرفی افزایش غیر معنی‌داری برای تمامی پارامترهای فلورسانس کلروفیل در شرایط تنش مشاهده شد.

بین نسل‌های مورد بررسی از لحاظ تمامی صفات فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شده (به جز کارایی فتوستتزی) اختلاف معنی‌داری مشاهده شد. اثر متقابل ژنوتیپ \times محیط برای

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب در دو شرایط محیطی همراه با مقایسات میانگین شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی انتهایی فصل

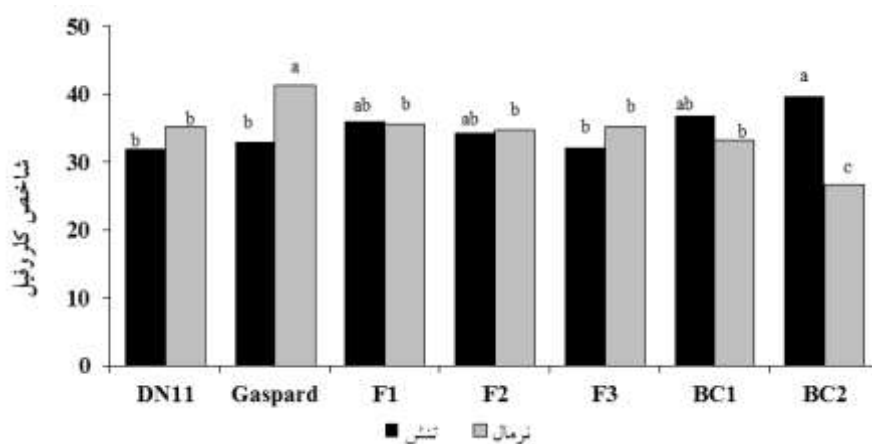
| میانگین مربعات | | میانگین مربعات | | | | | | | | | |
|--------------------------|--------------------|----------------|--------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------|---------------------------|--------------------|--------------------|------------|------------------|
| شاخص | عملکرد | درجه آزادی | هدایت روزنه‌ای | فلورسانس پایه | فلورسانس حداکثر | فلورسانس متغیر | حداکثر کارایی فتوسیستم II | کارایی فتوستتزی | شاخص زنده‌مانی | درجه آزادی | منابع تغییر |
| کلروفیل | ۳/۴۱** | ۱ | ۴۳۴۶/۱ | ۰/۳۴۸ | ۰/۳۶ | ۰/۱۹ | ۵/۸ | ۶/۲۳ | ۴/۱۳** | ۱ | محیط |
| | ۰/۱۳۵ | ۴ | ۸۷۸۲/۴ | ۰/۰۲ | ۰/۲۷ | ۰/۰۱۳ | ۰/۴۶ | ۰/۴۶ | ۰/۰۰۵ | ۴ | بلوک در محیط |
| | ۰/۹۱** | ۶ | ۱۶۷۳۴/۴** | ۰/۵۴** | ۰/۷۴** | ۰/۰۲۳** | ۰/۳۱۴* | ۰/۱۵۴ | ۲/۶۵** | ۵ | نسل |
| | ۰/۱۴ | ۶ | ۳۴۵۲/۹** | ۰/۰۶۲ | ۰/۰۶۳ | ۰/۰۰۳ | ۰/۱۳۳ | ۰/۱۱۲ | ۰/۵۷** | ۵ | نسل×محیط |
| | ۰/۰۹۴ | ۲۴ | ۶۱۶/۹ | ۰/۰۲۵ | ۰/۰۹۵ | ۰/۰۰۴ | ۰/۰۹ | ۰/۰۹ | ۰/۰۴۵ | ۲۰ | خطا |
| | ۰/۸۳ | | ۳۱/۲ | ۰/۰۳ | ۰/۰۱ | ۰/۰۴ | ۳۴/۵ | ۸/۶ | ۵/۷۶ | | CV/% |
| مقایسه میانگین محیط‌ها | | | | | | | | | | | |
| | ۳۳/۲۴ ^b | | ۶۰/۱۸ ^a | ۵۷۴۸/۲ ^a | ۲۷۲۹۵/۹ ^a | ۲۱۳۴۸/۲ ^a | ۰/۷۸۷ ^a | ۳/۷۲ ^a | ۴/۲۷ ^a | | تنش کمبود آب |
| | ۴۱/۱۶ ^a | | ۶۰/۳۹ ^a | ۵۸۳۴/۱ ^a | ۲۴۶۱۱/۲ ^a | ۱۸۵۷۹/۸ ^a | ۰/۷۶۲ ^a | ۳/۲۵ ^a | ۳/۴۶ ^b | | آبیاری مطلوب |
| مقایسه میانگین ژنوتیپ‌ها | | | | | | | | | | | |
| | ۴۳/۲ ^a | | ۴۷/۳۶ ^c | ۶۰۶۵/۲ ^a | ۲۷۵۸۸/۳ ^a | ۲۱۵۱۶/۳ ^a | ۰/۷۷۹ ^a | ۳/۵۲ ^a | ۳/۰۷۲ ^a | | DN ₁₁ |
| | ۳۳/۲۵ ^b | | ۳۹/۱۶ ^d | ۵۶۸۶/۴ ^b | ۲۵۸۷۰/۴ ^{ab} | ۲۰۲۳۹/۷ ^{ab} | ۰/۷۸ ^a | ۳/۵۴۴ ^a | ۴/۶۰۲ ^c | | Gaspard |
| | ۴۳/۹۳ ^a | | ۵۰/۹ ^c | ۵۷۳۴/۲ ^b | ۲۵۸۶۶/۶ ^b | ۱۹۹۱۲/۸ ^b | ۰/۷۷۸ ^a | ۳/۴۷ ^{ab} | ۲/۷۸ ^c | | F1 |
| | ۳۲/۱۶ ^b | | ۶۰/۳۶ ^b | ۵۶۹۰/۶ ^b | ۲۴۲۸۳/۳ ^{bc} | ۱۸۷۳۵/۷ ^{bc} | ۰/۷۶۲ ^b | ۳/۲۴ ^{bc} | ۳/۶۱۷ ^b | | F2 |
| | ۳۴/۹ ^{bc} | | | | | | | | | | F3 |
| | ۳۳/۶۸ ^b | | ۷۱/۶۸ ^a | ۵۸۱۷/۶ ^b | ۲۵۵۰۳/۹ ^b | ۱۹۷۶۵/۸ ^{ab} | ۰/۷۷۱ ^{ab} | ۳/۴۱ ^{bc} | ۳/۵۴ ^b | | BC1 |
| | ۳۴/۴۲ ^b | | ۶۹/۴۲ ^a | ۵۶۰۴/۲ ^c | ۲۳۱۸۰/۴ ^c | ۱۷۸۸۱/۷ ^c | ۰/۷۵۷ ^b | ۳/۱۴۸ ^c | ۳/۸۴ ^b | | BC2 |

** و *: معنی‌دار در سطح ۱ و ۵ درصد به ترتیب.

در صفات هدایت روزنه‌ای و پارامترهای فلورسانس کلروفیل تعداد نسل‌های مورد بررسی نسبت به صفت شاخص کلروفیل کمتر بود به همین دلیل درجات آزادی برای این صفات تفاوت دارد.

می‌دهد، در اثر اعمال تنش خشکی میزان نسبی سبزینه در رقم‌های مختلف جو کاهش می‌یابد (Mamnoei and Sharifi, 2010). کاهش خواندن SPAD و سبز بودن گیاه می‌تواند در نتیجه تخریب سبزینه (کلروفیل) به واسطه محدودیت شدید آبی باشد که به کاهش نورساخت خالص منجر خواهد شد (Johnson et al., 2002; Legg et al., 2000). با توجه به مشاهدات ترحمی و همکاران (۱۳۸۹) کم‌آبی باعث ایجاد اختلال در سیستم‌های آنزیمی کاهش‌دهنده فعالیت اکسیژن‌های فعال، افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها و در نتیجه خسارت به غشای سلولی و تخریب فتوستتزی می‌گردد. همچنین، با افزایش مقدار برخی از تنظیم‌کننده‌های رشد نظیر اتیلن و

کاهش میزان کلروفیل برگ را در تنش کمبود آب نشان می‌دهد (Majumdar et al., 1991; Kuroda et al., 1990) در مقابل برخی دیگر از بررسی‌ها چنین کاهش در کلروفیل در شرایط تنش را نشان نمی‌دهند (Kulshreshtha et al., 1987; Hamada and El-Beially, 2003). به نظر می‌رسد که کاهش در میزان کلروفیل بستگی به نوع تنش و شدت تنش دارد. مطالعات انجام‌شده توسط توکلی و همکاران (۱۳۸۸) کاهش محتوا و شاخص کلروفیل طی تنش خشکی در ارقام گندم را نشان داد. کاهش شاخص کلروفیل در اثر تنش کمبود آب توسط Bruck و همکاران (۲۰۰۰) و Ganji و همکاران (۲۰۱۲) نیز گزارش شده است. نتایج دیگر تحقیقات نیز نشان



شکل ۱- روند تغییرات میانگین نسل‌ها برای شاخص کلروفیل در دو شرایط محیطی

تنش میزان بیشتری از شاخص کلروفیل را نشان می‌دهند (شکل ۱). میزان پایین شاخص کلروفیل در لاین DN11 در هر دو شرایط محیطی شاید به دلیل زودرس بودن این لاین نسبت به رقم Gaspard باشد.

ضریب هدایت روزنه‌ای: با توجه به میانگین‌های اندازه‌گیری شده برای صفت ضریب هدایت روزنه‌ای در دو محیط آبیاری مطلوب و تنش (جدول ۱) مشاهده می‌شود که تنش کمبود آب باعث تغییر معنی‌داری در این صفت در دو محیط نشده است. این می‌تواند به دلیل تأثیر اندک مدت زمان وقوع تنش در طی دوره رشد باشد. طی آزمایشی Yordanov و همکاران (۲۰۰۳) اظهار نمودند، کاهش در فتوسنتز به علت تنش خشکی، بیشتر ناشی از کاهش هدایت روزنه‌ای است. افزایش تراکم و کاهش اندازه روزنه‌ها به‌عنوان نشانه‌ای از سازگاری گیاه به تنش خشکی مطرح شده است (Maes et al., 2009). تنظیم اسمزی یکی از اجزای مهم مکانیسم‌های تحمل خشکی در گیاهان است (Subbarao et al., 2000) و در شرایط کم‌آبی از طریق تنظیم روزنه‌ای و تنظیم دستگاه فتوسنتزی به حفظ و سنتز مواد مورد نیاز کمک می‌کند (Shangguan et al., 1999). در پژوهشی Al-Messalmani و همکاران (۲۰۱۱) اظهار داشتند که میان واریته‌های مختلف گندم در مراحل مختلف رشد از نظر محتوای نسبی آب برگ تفاوت معنی‌داری وجود دارد و میزان محتوای نسبی آب در واریته‌های حساس به خشکی بیشتر کاهش می‌یابد. تفاوت در میزان محتوای نسبی

آبسزیک اسید در اثر تنش خشکی فعالیت کلروفیل‌لاز تحریک می‌شود (Drakewicz, 1994). ازدست‌رفتن کلروفیل در شرایط تنش خشکی می‌تواند جنبه سازگاری داشته باشد چون با کاهش کلروفیل، الکترون برانگیخته‌شده طی فتوسنتز کاهش یافته و به‌دنبال آن خسارت‌های ناشی از تشکیل بنیان‌های آزاد اکسیژن کاهش می‌یابد (Kranter et al., 2002).

طبق گزارش Pessarkli (۱۹۹۹) دوام فتوسنتز و حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی تحمل خشکی است. در بررسی ارقام گندم، سی و سه مرده (۱۳۸۳) تفاوت غیر معنی‌داری در بین ارقام از نظر میزان کلروفیل در شرایط نرمال گزارش نمود. طبق مشاهدات Mamnoei و Seyed Sharifi (۲۰۱۰) و Ganji و همکاران (۲۰۱۲) عدد کلروفیل را معیار مناسبی برای انتخاب در برنامه‌های اصلاحی گندم دانسته‌اند. در بررسی انجام‌شده Gregersen و Holm (۲۰۰۷) اظهار داشتند که طی تنش خشکی محتوای کلروفیل کاهش می‌یابد و ارقام دارای محتوای کلروفیل بالاتر، مقاومت بیشتری در شرایط تنش از خود نشان می‌دهند. با توجه به معنی‌دار شدن اثر متقابل نسل × محیط در این تحقیق مشخص شد که روند تغییرات نسل‌های مختلف در دو محیط یکسان نیست. این اثر متقابل عمدتاً به خاطر واکنش متفاوت والدین و نسل‌های حاصل از تلاقی برگشتی (عمدتاً Gaspard و BC₂) در دو محیط ایجاد شده است و نسل‌های حاصل از تلاقی برگشتی برعکس نسل‌های والدینی در شرایط

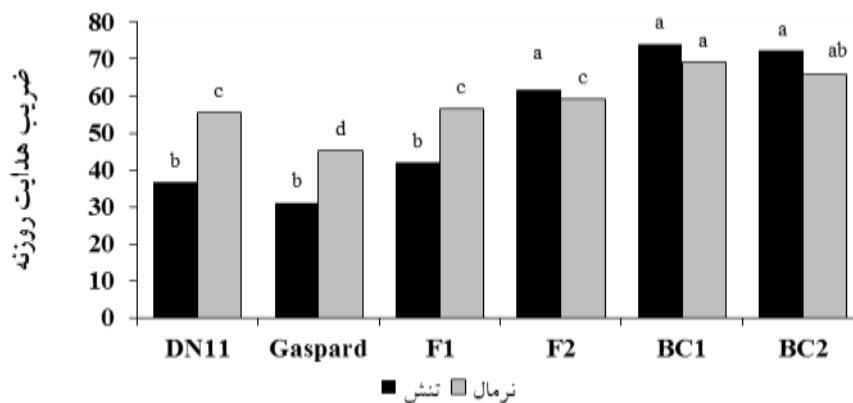
شرایط تنش ضریب هدایت روزنه‌ای بیشتری را نشان دادند؛ به طوری که دو نسل تلاقی برگشتی در هر دو شرایط بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای را داشتند. در مقابل والد گاسپارد (Gaspard) کمترین میزان ضریب هدایت روزنه‌ای را داشت (شکل ۲).

عملکرد دانه: نتایج حاصل از جدول تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که تیمار تنش کم آبی انتهای فصل در سطح یک درصد روی عملکرد دانه تک بوته اثر معنی‌داری داشت و باعث کاهش ۲۰ درصدی عملکرد دانه تک بوته شد. در بین نسل‌های مورد مطالعه نیز لاین DN11 و نسل F1 بیشترین عملکرد را در بین نسل‌های مورد مطالعه نشان دادند. کاهش عملکرد دانه تک بوته در شرایط تنش کم آبی انتهای فصل در گزارش Savic و همکاران (۲۰۱۲) نیز گزارش شده است. در همین راستا، Chalab-Yani و Rashidi (۲۰۱۲) نشان دادند که در گندم، عملکرد دانه به طور قابل ملاحظه‌ای تحت تأثیر تنش کم آبی انتهای فصل کاهش می‌یابد. Abdoli و Saeidi (۲۰۱۳) نشان دادند که در شرایط کم آبی انتهای فصل عملکرد دانه نسبت به شرایط نرمال ۱۸ درصد کاهش می‌یابد. بروز تنش خشکی پس از گرده افشانی، احتمالاً عملکرد دانه را از طریق کاهش ذخیره‌سازی مواد پرورده در دانه‌ها و یا کاهش ظرفیت ذخیره‌سازی دانه‌ها کاهش می‌دهد.

پارامترهای فلورسانس کلروفیل: اثر محیط تنها در صفت شاخص زنده‌مانی معنی‌دار شد (جدول ۱). از طرفی تمامی این پارامترها در شرایط تنش کمبود آب افزایش غیرمعنی‌دار نشان دادند. مقایسات میانگین دو محیط آبیاری مطلوب و تنش خشکی انتهای فصل نشان می‌دهد که برای پارامتر فلورسانس پایه تنش کمبود آب باعث کاهش این صفت نشد ولی در بین نسل‌ها اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ مشاهده شد. در پارامتر فلورسانس حداکثر، تنش کمبود آب باعث افزایش غیر معنی‌دار شد ولی اختلاف موجود بین نسل‌ها در سطح ۱٪ معنی‌دار بود. تنش کمبود آب باعث افزایش غیرمعنی‌دار پارامتر فلورسانس متغیر شد. همچنین بین نسل‌ها در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌دار وجود داشت. تنش کمبود آب باعث افزایش

آب ممکن است به تفاوت توانایی واریته‌ها در جذب بیشتر آب از خاک و یا توانایی کنترل تلفات آب از طریق روزنه‌ها نسبت داده شود. همچنین این تفاوت ممکن است ناشی از تفاوت توانایی واریته‌ها در تنظیم اسمزی جهت حفظ فشار تورگری بافت‌ها و به دنبال آن فعالیت‌های فیزیولوژیک باشد. تعداد روزنه‌ها در واحد سطح و اندازه آن‌ها نقش بسیار مهمی در تبادلات گازی گیاه دارد (Hetherington and Woodward, 2003). تفاوت‌های معنی‌داری در طول و عرض روزنه‌های سطح فوقانی و تحتانی برگ پرچم مشاهده شده و طول روزنه‌ها نسبت به عرض آن‌ها در میزان تعرق آب مؤثرتر گزارش شده است (Mohammadi, 2002). هنگامی که تنش خشکی به حد متوسطی می‌رسد، علیرغم ادامه فتوسنتز، گسترش سطح برگ متوقف می‌شود تا گیاه بتواند از گسترش تنش کمبود آب در درون خود بکاهد. از این رو به نظر می‌رسد که درحالی که برگ پرچم کوچک‌تر می‌شود، تعداد روزنه‌های سطح برگ تمایل نسبی به ثابت ماندن ندارند و در نتیجه روزنه‌ها به هم نزدیک‌تر شده و تراکم آن‌ها زیادتر می‌شود. این امر با کوچک‌تر شدن روزنه‌ها همراه است (Singh, 2000). تنش خشکی سبب می‌شود که روزنه‌ها به منظور حفظ آب بیشتر در گیاه، منافذ خود را ببندند و این امر بیشتر با تغییر در عرض روزنه‌ها نسبت به طول روزنه‌ها انجام می‌گیرد. به نظر می‌رسد با توجه به وراثت‌پذیری بالای این صفت، مفیدبودن صفات روزنه‌ای در تحمل خشکی و کمک به پیشرفت برنامه‌های اصلاحی در بهبود ارقام متحمل و غربال ژنوتیپ‌های مناسب در شرایط تنش مفید باشد.

اثر متقابل نسل \times محیط در این صفت معنی‌دار بود. نتایج حاصل از مقایسه میانگین (در تجزیه‌های جداگانه مربوط به هر محیط) مشخص کرد که طی شرایط آبیاری مطلوب و تنش کمبود آب انتهای فصل، اختلاف معنی‌داری از لحاظ ضریب هدایت روزنه‌ای در بین نسل‌های مورد مطالعه وجود دارد (شکل ۲). تغییر این صفت در نسل‌های در حال تفکیک نسبت به والدین و نسل F₁ در دو شرایط محیطی به‌ویژه در شرایط تنش کمبود آب معنی‌دار بود. نسل‌های در حال تفرق در

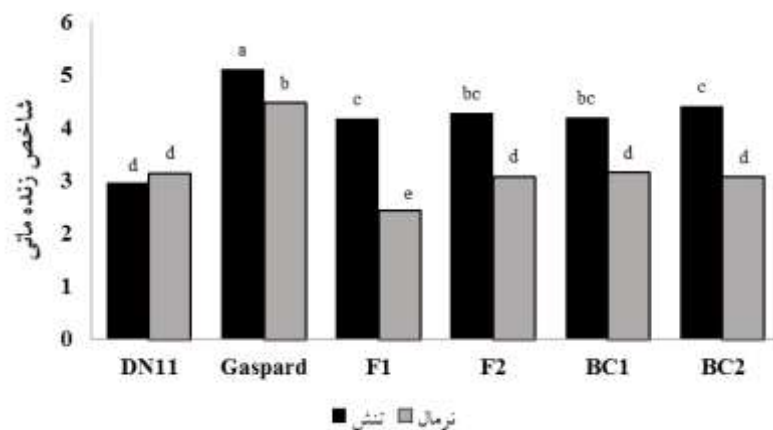


شکل ۲- روند تغییر میانگین نسل‌ها برای ضریب هدایت روزانه‌ای در دو شرایط محیطی

کارایی پایین فتوسیستم دو تحت تأثیر تنش خشکی است (Lotfi *et al.*, 2015). تنش کمبود آب با تأثیر سوء بر همانندسازی کربن، ظرفیت پذیرش و انتقال الکترون را کاهش داده در نتیجه سرعت رسیدن به فلورسانس حداکثر، افزایش می‌یابد، بنابراین فلورسانس متغیر کاهش پیدا می‌کند (Bhardway and Singal, 1981). کارایی افت فتوشیمیایی فلورسانس نیز به عوامل بیرونی و درونی زیادی وابسته بوده و در تغییر F_m یا فلورسانس حداکثر منعکس می‌گردد (Maxwell and Johnson, 2000). Shangguan و همکاران (۲۰۰۰) دریافتند که تنش خشکی تغییری در کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II ایجاد نمی‌کند. Gale و همکاران (۲۰۰۲) نیز در ارقام مختلف گندم مشاهده کردند که با اعمال تنش خشکی تغییری در میزان کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به وجود نمی‌آید. در مقابل Mamnoei و Seyed Sharifi (۲۰۱۰) در بررسی تأثیر تنش آبی بر شاخص‌های فلورسانس کلروفیل ارقام جو بیان کردند که به دلیل افزایش فلورسانس پایه و کاهش فلورسانس بیشینه حداکثر، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II طی تنش کم‌آبی کاهش می‌یابد. نتایج تجزیه همبستگی (جدول ۲) نشان داد که در شرایط تنش خشکی انتهای فصل، بین عملکرد دانه تک بوته و پارامترهای کارایی فتوستتزی، حداکثر کارایی فتوسیستم II و شاخص زنده‌مانی همبستگی منفی معنی‌داری وجود دارد ولی در شرایط آبیاری نرمال همبستگی منفی معنی‌دار نبود. بازدارندگی نوری با

غیرمعنی‌دار پارامتر کارایی حداکثر فتوسیستم II شد (جدول ۱).

زمانی که مولکول‌های کینون (گیرنده‌های الکترون در فتوسیستم II) در وضعیت کاملاً اکسیدشده (وضعیت باز مرکز واکنش فتوسیستم II) هستند، سیستم دارای کمترین فلورسانس (فلورسانس اولیه) است (Bhardway and Singal, 1981). با افزایش احیاشدن مولکول‌های کینون، فلورسانس افزایش یافته و این روند تا احیای کامل مولکول‌های کینون در فتوسیستم II ادامه می‌یابد. در چنین حالتی که مرکز فتوسیستم در حالت احیای کامل بوده، دارای بیشترین فلورسانس (فلورسانس حداکثر) است. فلورسانس اولیه تحت تأثیر تنش‌های محیطی که تغییر ساختاری در مراکز واکنش اولیه فتوسیستم II به وجود می‌آورد قرار گرفته بنابراین خسارت خشکی و دمایی با خسارت به مرکز واکنش فتوسیستم II موجب افزایش شدید F_0 می‌گردد ولی در پژوهش حاضر اختلاف معنی‌داری بین دو شرایط مشاهده نمی‌شود. این عدم تطابق، شاید به دلیل تأثیر اندک شرایط تنش آبیاری انتهای فصل در زمان اندازه‌گیری این صفت باشد (Araus *et al.*, 1998). در بررسی اثر کمبود آب روی شاخص‌های فلورسانس سبزینه شش رقم جو نشان داده شد، تنش خشکی باعث کاهش میزان F_v ، F_m و F_v/F_m می‌شود (Mamnoei and Sharifi, 2010). در بررسی اثر تنش خشکی روی کلزا مشخص شده، با اعمال تنش خشکی میزان شاخص F_v/F_m کاهش پیدا می‌کند که این کاهش نشان‌دهنده



شکل ۳- روند تغییر میانگین نسل‌ها برای شاخص زنده‌مانی در دو شرایط محیطی

بوته‌های اندازه‌گیری شده و تأثیرپذیری بالای این پارامترها از شرایط محیطی تغییرات زیادی در پارامترها مشاهده شد؛ بنابراین به نظر می‌رسد که در مطالعه این پارامترها سعی شود که آزمایش در شرایط یکسان مانند شرایط گلخانه، برای تمامی تیمارها صورت گیرد و از انجام این اندازه‌گیری‌ها در شرایط مزرعه و در بازه زمانی طولانی شدیداً اجتناب شود.

با توجه به معنی دار شدن اثر متقابل نسل \times محیط مقایسات میانگین جداگانه در هر محیط نشان داد که تمامی نسل‌ها به غیر از والد DN11 شاخص زنده‌مانی بیشتری را در شرایط تنش نشان می‌دهند و این شاخص در هر دو محیط در والد Gaspard نسبت به بقیه بیشتر بود (شکل ۳).

نتیجه‌گیری

تیمار تنش کم‌آبی انتهای فصل باعث کاهش ۲۰ درصدی عملکرد دانه تک بوته شد. ضریب هدایت روزنه‌ای در شرایط تنش تغییر قابل ملاحظه‌ای نشان نداد که می‌تواند به دلیل تأثیر اندک مدت زمان وقوع تنش در طی دوره رشد باشد. با توجه به تغییرات ایجاد شده در دو صفت شاخص کلروفیل و شاخص زنده‌مانی از یک طرف و تأثیر این صفات بر عملکرد از طرف دیگر، این دو صفت می‌توانند در برنامه‌های اصلاحی افزایش عملکرد مورد توجه قرار گیرند. تغییر در میزان و شدت پارامترهای فیزیولوژیک به خصوص فلورسانس کلروفیل به نوع تنش و مدت زمان اعمال تنش و به خصوص شرایط محیطی

کاهش کارایی مصرف فوتون‌ها به وسیله فتوسیستم II مشخص می‌شود. کاهش کارایی فتوسیستم II در دو وضعیت رخ می‌دهد: اول زمانی که برگ‌ها به طور ناگهانی در معرض نور شدید قرار گیرند که به مرکز فتوسیستم II صدمه می‌زند و دوم وقتی که در معرض محدودیت آبی واقع شوند. در این حالت، کاهش مربوط به افزایش شدید انرژی برانگیختگی غیرتشنه‌سعی می‌شود که منجر به آزادسازی انرژی به صورت حرارتی می‌شود (Mohammad *et al.*, 1996). نتایج مشابهی نیز طی بررسی‌های مختلف گزارش شده است (Mohammad *et al.*, 1996; legg *et al.*, 2000). ارقام متحمل به شوری و خشکی جو نسبت Fv/Fm بالاتری نسبت به ارقام حساس دارند، به عبارت دیگر، کارایی سیستم نوری II در رقم مقاوم بیشتر بوده است (Ramzi and Morales, 1994). Genty و همکاران (۱۹۸۹) نیز در شرایط خشکی نشان دادند که میزان کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II همبستگی مثبتی با تحمل به خشکی دارد و ارقامی که عملکرد کوانتومی بیشتری دارند، تحمل خشکی بالاتری خواهند داشت. تناقض در نتایج این تحقیق و برخی از تحقیقات انجام گرفته شده برای برخی از پارامترها می‌تواند به دلیل نوع تنش اعمال شده و یا تعداد و زمان اندازه‌گیری‌ها باشد زیرا تمامی اندازه‌گیری‌ها باید در یک دوره زمانی معین با شرایط محیطی یکسان انجام شوند ولی به دلیل تعداد زیاد

شرایط کنترل شده، می‌توان جهت دستیابی به ارقام متحمل به تنش در برنامه‌های بلندمدت اصلاحی از این صفات استفاده کرد.

بستگی دارد. از طرف دیگر در بین نسل‌های مورد مطالعه نیز از نظر صفات فیزیولوژیکی مورد بررسی تنوع وجود داشت که با توجه به مقاومت به تنش متفاوت ارقام والدی انتخابی جهت تولید نسل‌ها بعدی منطقی به نظر می‌رسد. در انتها باید یادآور شد که به دلیل سهولت اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیکی در

منابع

- احمدی موسوی، ع.، منوچهری کلانتری، خ.، جعفری، ر.، حسینی، ن. و مهدویان، ک. (۱۳۸۹) بررسی اثرات ۲۴-اپی براسینولید و تنش کم‌آبی بر برخی از پارامترهای فیزیولوژیکی گیاه کلزا (*Brassica napus L.*). مجله زیست‌شناسی ایران ۲۳: ۲۸۲-۲۷۵.
- ترحمی، گ.، لاهوتی، م. و عباسی، ف. (۱۳۸۹) بررسی اثرات ناشی از تنش خشکی بر روی تغییرات قندهای محلول میزان کلروفیل و پتاسیم در گیاه نوروز (*Salvia leriifolia Benth*). فصل‌نامه علوم زیستی دانشگاه آزاد اسلامی زنجان ۳: ۱-۷.
- توکلی، الف.، احمدی، ع. و علیزاده، ه. (۱۳۸۸) بررسی برخی جنبه‌های فیزیولوژیکی عملکرد ارقام حساس و متحمل به تنش خشکی گندم تحت شرایط تنش خشکی پس از گرده‌افشانی. مجله علوم گیاهان زراعی ایران ۴۰: ۱۹۷-۲۱۱.
- حسینی، پ.، مرادی، ف. و نبی‌پور، م. (۱۳۸۶) غربالگری ژنوتیپ‌های برنج برای تحمل به تنش دمایی پائین با استفاده از فلورسانس کلروفیل. مجله علوم زراعی ایران ۹: ۱۴-۳۱.
- سی‌وسه‌مرد، ع. (۱۳۸۳) جنبه‌های فیزیولوژیکی رشد و عملکرد ارقام گندم در ارتباط با مقاومت به خشکی. پایان‌نامه دکتری، دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران، کرج، ایران.
- Abdoli, M. and Saeidi, M. (2013) Evaluation of water deficiency at the post anthesis and source limitation during grain filling on grain yield, yield formation, some morphological and phonological traits and gas exchange of bread wheat cultivar. *Albanian Journal Agriculture Sciences* 12: 255-265.
- Ahmadi, A. and Baker, D. A. (2001) The effect of stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regulation* 35: 81-91.
- Al-meselmani, M., Abdullah, F., Hareri, F., Naesan, M., Ammar, M. A. and Zuherkanbar, O. (2011) Effect of drought on different physiological characters and yield component in different varieties of Syrian durum wheat. *Journal of Agricultural Science* 3: 127-133.
- Alonso, R., Elvira, S., Castillo, F. J. and Gimeno, B. S. (2001) Interactive effects of ozone and drought stress on pigments and activities of antioxidative enzymes in *Pinus halepensis*. *Plant Cell Environment* 24: 905-916.
- Araus, J. L., Amaro, T., Voltas, J., Nakkoul, H. and Nachit, M. M. (1998) Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crops Research* 55: 209-223.
- Araus, J. L., Casadesus, J. and Bort, J. (2001) Recent tools for the screening of physiological traits determining yield. In: *Application of Physiology in Wheat Breeding* (eds. Reynolds, M. P., Ortiz- Monasterio, J. L. and McNab, A.) Pp. 59-77. D.F.CIMMYT, Mexico.
- 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 Physiological Plant* 16: 185-191.
- Baker, N. R. and Rosenqvist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany* 55: 1607-1621.
- Bhardway, R. and Singhal, G. (1981) Effect of water stress on photochemical activity of chloroplasts during greening etiolated barley seedlings. *Plant Cell Physiology* 22: 155-162.
- Blanco, I. A., Rajaram, S., Kronstad, W. E. and Reynolds, M. O. (2000) Physiological performance of synthetic hexaploid wheat derived populations. *Crop Science* 40: 1257-1263.
- Bobo, M. S. and Planchon, C. (1992) Chromosome 3D influences photosystem II quantum efficiency in winter wheat. *Crop Science* 32: 958-961.
- Bruck, H., Payne W. A. and Sattelmacher. B. (2000) Effects of phosphorus and water supply on yield, transpiration, water-use efficiency and carbon isotope discrimination of pearl millet. *Crop Science* 40: 120-125.
- Castrillo, M. and Calcargo, A. M. (1989) Effects of water stress and re-watering on rebulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activity, chlorophyll and protein contents in two cultivars of tomato. *Journal of Horticultural Science* 64: 717-724.

- Chalab-Yani, S. and Rashidi, V. (2012) Selection indices in the improvement of wheat grain yield on drought stress conditions. *African Journal of Agriculture Research* 7: 1177-1183.
- Chaves, M. (2002) Water stress in the regulation of photosynthesis in the field. *Annales of Botany* 89: 907-916.
- Chinnusamy, V., Xiong, L. and Zhu, J. K. (2004) Use of genetic engineering and molecular biology approaches for crop improvement for stress environments. In: *Abiotic stress: Plant resistance through breeding and molecular approaches*. Food Products Press 47-107.
- Draikewicz, M. (1994) Chlorophyllase occurrence functions, mechanism of action, effect of extra and internal factors. *Photosynthesis* 30: 321-337.
- Erdem, Y., Shirali, S., Erdem, T. and Kenar, D. (2006) Determination of crop water stress index for irrigation scheduling of Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal Agriculture and Forest* 30: 195-202.
- Gale, A., Csiszar, J., Tari, I. and Erdei, L. (2002) Change in water and chlorophyll fluorescence parameters under osmotic stress in wheat cultivars. *Proceedings of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology*.
- Ganji Arjenaki, F., Jabbari, R. and Morshedi, A. (2012) Evaluation of drought stress on relative water content, chlorophyll content and mineral elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences* 4: 726-729.
- Genty, B. E., Brain, T. and Baker, N. R. (1989) The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Acta Agronomy Hungaria* 99: 87-92.
- Ghosh, P. K., Ajay, K. K., Bandyopadhyay, M. C., Manna, K. G., Mandal, A. K. and Hati, K. M. (2004) Comparative effectiveness of cattle manure, poultry manure, phosphor compost and fertilizer-NPK on three cropping system in vertisols of semi-arid tropics. *Bioresource Technology* 95: 85-93.
- Gregersen, P. L. and Holm, P. B. (2007) Transcriptome analysis of senescence in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biotechnology Journal* 5: 192-206.
- Gusegnova, I. M., Suleymanov, S. and Aliyev, J. A. (2006) Protein composition and native state of pigments of thylakoid membrane of wheat genotypes differently tolerant to water stress. *Biochemistry* 71: 223-228.
- Hamada, A. M. (1996) Effect of NaCl, water stress or both on gas exchange and growth of wheat. *Biologia Plantarum* 38: 405-412.
- Hamada, E. E. and El-Beially, E. M. A. (2003) Assessment of some breeding parameters for yield and its attributes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Egyptian Journal of Applied Science* 18: 1552-1563.
- Herzog, H. (1986) *Source and Sink During the Productive Period of Wheat*. Scientific Publishers. Berlin and Hamburg.
- Hetherington, A. M. and Woodward, F. I. (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 242: 901-908.
- Huffaker, R. C., Radin, T., Kleinkopfig, E. and Cox, E. L. (1970) Effect of mild water stress on enzyme of nitrate assimilation and of the carboxylative phase of photosynthesis in barley. *Crop Science* 10: 471-474.
- Jackson, P., Robertson, M., Cooper, M. and Hammer, G. (1996) The role of physiological understanding in plant breeding; from a breeding perspective. *Field Crops Research* 49: 11-39.
- Johnson, R. N., Frey, M. and Dale, N. (2002) Effect of water stress on photosynthesis and transpiration of flag leaves and spikes of barley and wheat. *Crop Science* 5: 728-731.
- Johnson, G. N., Young, A. J., Scholes, J. D. and Horton, P. (1993) The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant Cell and Environment* 16: 673-679.
- Klamkowski, K. and Treder, W. (2006) Morphological and physiological responses of strawberry plants to water stress. *Agriculture Conspectus Science* 71: 159-165.
- Koc, M., Barutcular, C. and Genc, I. (2003) Photosynthesis and productivity of old and modern durum wheat's in Mediterranean environment. *Crop Science* 43: 2089-2098.
- Kranner, I., Beckett, R. P., Wornik, S., Zorn, M. and Pfeifhofer, H. W. (2002) Revival of a resurrection plant correlates with its antioxidant status. *Plant Journal* 31: 13-24.
- Kulshreshtha, S., Mishra, D. P. and Gupta, R. K. (1987) Changes in content of chlorophyll, proteins and lipids in whole chloroplast and chloroplast membrane fractions at different leaf water potentials in drought resistant and sensitive genotypes of wheat. *Photosynthetica* 21: 65-70.
- Kuroda, M., Qzawa, T. and Imagawa, H. (1990) Changes in chloroplast peroxidase activities in relation to chlorophyll loss in barley leaf segments. *Physiologia Plantarum* 80: 555-560.
- Lawler, D. W. (1995) The effect of water deflection photosynthesis. In: *Environment and Plant Metabolism* (ed. Smirnov, N.) Pp. 129-160. BIOS Scientific Publishers.
- Legg, B. J., Day, W. D., Lawlor, W. and Parkinson, K. J. (2000) The effects of drought on barley growth: models and measurements showing the relative importance of leaf area and photosynthetic rate. *The Journal of Agricultural Science* 92: 703-716
- Lotfi, R., Pesarakli, M., Gharavi, P. and Khoshvaghti, H. (2015) Physiological responses of *Brassica napus* to folic acid under water stress: Chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activity. *The Crop Journal* 3: 434-439.

- Maes, W. H., Achten, W. M. J., Reubens, B., Raes, D., Samson, R. and Muys, B. (2009) Plant water relationships and growth strategies of *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Journal of Arid Environment* 73: 877-884.
- Majumdar, S., Thomasson, D., Shimakawa, A. and Genant, H. K. (1991) Quantitation of the susceptibility difference between trabecular bone and bone marrow. *Experimental Studies* 22: 111-127.
- Mamnoei, E. and Seyed Sharifi, R. (2010) Study the effects of water deficit on chlorophyll fluorescence indices and amount of proline the in six barley genotypes and its relation with canopy temperature and yield. *Journal of Plant Biology* 5: 51-62.
- Maxwell, K. and Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence – a practical guide (Review Article). *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.
- Mohammadi, S. (2002) Inheritance of tolerance to water stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). Ph.D. Thesis. University of Newcastle, UK.
- Mohammad, J., Naziri, M., Nazir, A., Shah, D. and Jamal, H. (1996) Wheat yield component as affected by low water stress at different growth stage. *Sarhad Journal Agriculture* 12: 19-26.
- Moran, J. F., Becana, M., Iturbe-Ormaetxe, I., Frechilla, S., Klucas, R. V. and Aparicio-Tejo, P. (1994) Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta* 194: 346-352.
- Mwanamweng, J., Loss, S. D., Siddique, K. H. M. and Cocks, P. S. (1999) Effect of water stress during floral initiation. Flowering and pudding on the growth and yield of faba beans (*Vicia faba* L.). *European Journal of Agronomy* 11: 1-11.
- Paknejad, F. M., Nasri, M. and Tohidi Moghadam, H. R. (2007) Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *Journal of Biological Science* 6: 841-847.
- Pessarkli, M. (1999) Hand Book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker Inc.
- Polley, H. W. (2002) Implication of atmospheric and climatic change for crop yield and water use efficiency. *Crop Science* 42: 131-140.
- Ramzi, B. and Morales, F. (1994) Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley. *Plant Physiology* 104: 667-673.
- Savic, J., Dodig, D., Kandic, V., Gelamoclija, D. and Quarrie, S. (2012) Bread wheat traits related to yield under post anthesis stress. Original Scientific Paper. Proceedings. 47th Croatian and 7th Inter. Symp, Agriculture Opatija, Croatia.
- Sayed, O. H. (2003) Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal research. *Photosynthetica* 3: 321-330.
- Shangguan, Z., Shao, M. and Dyckmans, J. (1999) Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought. *Plant Physiology* 15: 753-758.
- Shangguan, Z., Shao, M. and Dyckmans, J. (2000) Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Plant Physiology* 156: 45-51.
- Singh, B. D. (2000) Plant Breeding: Principles and Methods. Kalyani Publishers.
- Slafer, G. A. and Araus, J. L. (1998) Keynote address: Improving wheat responses to abiotic stresses. In: Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium. Saskatoon, Saskatchewan, Canada.
- Subbarao, G. V., Chauhan, Y. S. and Johansen, C. (2000) Patterns of osmotic adjustment in pigeonpea, its importance as a mechanism of drought resistance. *European Journal of Agronomy* 12: 239-249.
- Yordanov, I., Tsonko, T., Velikova, V., Georgieva, K., Ivanov, P., Tsenov, N. and Petrova, T. (2001) Change in CO₂ assimilation, transpiration and stomatal resistance to different wheat cultivars expressing drought under field conditions. *Bulgarian Journal of Plant Physiology* 27: 20-33.
- Yordanov, I., Velikova, V. and Tsonev, T. (2003) Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulgarian Journal of Plant Physiology, Special Issue* 187-206.
- Yuan, S., Liu, W. L., Zhang, N. H., Wang, M. B., Liang, H. G. and Lin, H. H. (2005) Effects of water stress on major photosystem II gene expression and protein metabolism in barley leaves. *Physiologia Plantarum* 125: 464-473.

Effect of water deficit stress on physiological characteristics in wheat (*Triticum aestivum* L.)

Ali Akbar Asadi¹ and Akram Hatami^{2*}

¹ Crop and Horticultural Science Research Department, Zanjan Agriculture and Natural Resources Research and Education Center (AREOO), Zanjan, Iran

² Seed Certificate Research Institute, Zanjan Agriculture and Natural Resources Research and Education Center (AREOO), Zanjan, Iran

(Received: 06/04/2020, Accepted: 02/11/2020)

Abstract

Water deficit stress is one of the most important environmental stresses in cereals, affecting plant morphology and physiology and has major effects on agricultural production. The purpose of this experiment was to investigate the effects of water deficit stress on changes in physiological traits of wheat in a randomized complete block design with three replications in two cultivation years of 2013-2014 and 2014-2015 at Karaj Nuclear Research Institute Farm. Seven different generations of wheat, including two parents Gaspard and line DN11 along with generations F₁, F₂, F₃, BC₁ and BC₂ were cultured and compared separately under normal and terminal drought stress conditions. The last irrigation was done under water deficit conditions after pollination. The results showed that there was significant increase in performance index but significant decrease in single plant yield under stress conditions. For the chlorophyll index and stomatal conductance coefficient traits, the observed decrease in stress conditions was not significant. On the other hand, no significant increase in chlorophyll fluorescence parameters was observed under stress conditions. On the other hand, there was a significant difference between the generations studied for all measured physiological traits (except photosynthetic efficiency), indicating that there were variations among these generations for these traits. This diversity can be addressed in selection programs.

Keywords: Chlorophyll fluorescence, Leaf chlorophyll index, Performance index, Stomatal conductance coefficient.

Corresponding author, Email: hatami33@yahoo.com