



به زراعی کشاورزی

دوره ۱۷ ■ شماره ۲ ■ تابستان ۱۳۹۴

صفحه‌های ۴۸۷-۵۰۲

تغییرات میزان تعرق کوتیکولی، موم و کریستال‌های موم برگ ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی انتهایی

ساناز افشاری بهبهانی‌زاده^۱، غلام‌علی اکبری^{۲*}، مریم شهبازی^۳ و ایرج اله‌دادی^۴

۱. دانشجوی دکتری، گروه علوم زراعی و اصلاح نباتات، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران، پاکدشت - ایران
۲. دانشیار، گروه علوم زراعی و اصلاح نباتات، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران، پاکدشت - ایران
۳. استادیار، بخش تحقیقات فیزیولوژی مولکولی، پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج - ایران
۴. استاد، گروه علوم زراعی و اصلاح نباتات، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران، پاکدشت - ایران

تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۳/۰۶/۲۲

تاریخ وصول مقاله: ۱۳۹۳/۰۴/۱۵

چکیده

به منظور بررسی اثر تنش کم‌آبی آخر فصل بر ویژگی‌های برگ و ارتباط آن با عملکرد دانه ژنوتیپ‌های جو ('یوسف'، 'فجر ۳۰'، 'نصرت'، '۴۶-PBYT'، '۹۷-PBYT' و 'موروکو')، دو آزمایش جداگانه در شرایط تنش (قطع آبیاری از شروع گلدهی تا پایان فصل) و بدون تنش (آبیاری - شاهد) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار، در ایستگاه تحقیقاتی یزد، در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ به اجرا درآمد. تنش خشکی سبب کاهش معنادار شاخص سطح برگ و سبزیگی برگ و افزایش معنادار دمای کانوپی و لوله شدن برگ شد و مقدار موم برگ در مرحله ۲۱ روز پس از گلدهی را نیز به طور معناداری افزایش داد. بررسی‌ها با میکروسکوپ الکترونی جاروب (SEM) نیز افزایش پراکندگی کریستال‌های موم اپیکوتیکولی را در ژنوتیپ‌های 'یوسف' و '۴۶-PBYT' در شرایط تنش تأیید کرد. ژنوتیپ 'فجر ۳۰' با بیشترین میزان تعرق کوتیکولی و دمای کانوپی، بیشترین درصد کاهش عملکرد دانه و ژنوتیپ‌های 'یوسف' و '۴۶-PBYT' با دارا بودن تراکم بیشتر کریستال‌های موم اپیکوتیکولی، دمای کانوپی و تعرق کوتیکولی کمتر و کاهش کمتر کلروفیل در شرایط تنش، کمترین درصد کاهش عملکرد دانه را به خود اختصاص دادند. با توجه به نبود همبستگی معنادار بین مقدار موم برگ و عملکرد دانه در هر دو شرایط تنش و شاهد و در شرایط تنش به‌تنهایی، به نظر می‌رسد افزایش کریستال‌های موم اپیکوتیکولی تأثیر بیشتری نسبت به کمیت موم در تحمل به خشکی انتهایی فصل ژنوتیپ‌های جو داشته باشد.

کلیدواژه‌ها: دمای کانوپی، شاخص سطح برگ، عملکرد دانه، لوله شدن برگ، یزد، SEM.

۱. مقدمه

از بین تنش‌های غیرزنده مختلف، خشکی پیچیده‌ترین و مهم‌ترین تنش در مقیاس جهانی است و وقوع مکرر تنش خشکی به علت تغییرات اقلیم، مورد انتظار است [۱۴]. از بین انواع مختلف تنش خشکی، تنش خشکی انتهایی مهم‌ترین تنش در نواحی مدیترانه‌ای مانند ایران است [۱۱]. بنابراین عملکرد غلات دانه‌ریز که در این مناطق کشت می‌شود، تحت تأثیر تنش خشکی انتهایی قرار می‌گیرد [۱۹].

جو^۱ از سازگارترین غلات است [۱۰] و در شرایطی که آب، سبب محدود کردن تولید غلات می‌شود، جو می‌تواند بیشترین محصول را تولید کند. با این حال، توجه به ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی گیاهان زراعی در شرایط تنش خشکی به منظور حفظ ثبات عملکرد، ضروری است [۲۰].

لوله شدن برگ که واکنشی معمول در برابر کم‌آبی در بسیاری از گونه‌های غلات شناخته شده است، در شرایط تنش خشکی، سطح برگ را که در معرض انرژی تابشی خورشید قرار می‌گیرد و تعرق را به واسطه بسته شدن روزنه‌ها کاهش می‌دهد. بنابراین ورود دی‌اکسید کربن به سلول‌ها کاهش می‌یابد و فتوسنتز نیز کم می‌شود. از طرف دیگر، لوله شدن می‌تواند پسابیدگی برگ را نیز به واسطه کاهش سطح برگ و تعرق کاهش دهد و بنابراین به‌طور بالقوه، سازوکار مفیدی برای اجتناب در برابر خشکی در مناطق خشک است [۲۸]. همچنین دمای کانوپی با بسیاری از فاکتورهای فیزیولوژیک نظیر هدایت روزنه‌ای، میزان تعرق، وضعیت آبی گیاه، مصرف آب، شاخص سطح برگ و عملکرد همبستگی دارد [۳۵]. تنش خشکی در ژنوتیپ‌های جو موجب کاهش عملکرد دانه و افزایش دمای کانوپی می‌شود [۶].

از میان ویژگی‌های گوناگونی که مقاومت به خشکی گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهند، توجه زیادی به اهمیت موم کوتیکولی موجود در سطوح اندام‌های هوایی گیاهان معطوف شده است [۲۱]. موم‌هایی که در سطح کوتیکول انباشته می‌شوند و به موم اپیکوتیکولی^۲ شهرت دارند، در واقع خارجی‌ترین لایه آب‌گریز سطح گیاهان را تشکیل می‌دهند [۳۰] و در جلوگیری از پسابیدگی، ممانعت از حمله حشرات و عوامل بیماری‌زا، کاهش آسیب ناشی از آلاینده‌های زیست‌محیطی [۳۴] و نیز محافظت در برابر تنش‌های مختلف محیطی، عامل مهمی به‌شمار می‌روند [۲۱]، [۱۲]. موم اپیکوتیکولی ممکن است به صورت یک لایه نرم در برخی گیاهان وجود داشته باشد که اغلب ظاهری براق به سطوح می‌دهد، یا ممکن است به صورت کریستال‌های موم در برخی گونه‌ها دیده شود [۲۲]. موم‌های کریستال‌شده اپیکوتیکولی (گلوکازنس)^۳ که به‌عنوان سازگاری گیاه به خشکی در نظر گرفته می‌شود، همیشه به کمیت موم مربوط نیست [۷، ۲۵]. گلوکازنس موجب افزایش عملکرد گندم نان [۳۹] و گندم دوروم [۱۵] در شرایط کمبود آب از طریق افزایش کارایی مصرف آب شد. موم اپیکوتیکولی در گیاهان، عامل مهمی در نگهداری آب برگ در اثر کاهش تعرق کوتیکولی است [۲۷].

تعرق کوتیکولی^۴ که تلفات آب از سطح گیاهان زمانی که شکاف‌های روزنه‌ای در کوچک‌ترین اندازه خود هستند، تعریف می‌شود، به‌عنوان نسبت شایان توجهی از تعرق در خلال دوره‌های تنش آبی و در طول شب محاسبه می‌شود [۱۶] و کاهش آن یکی از اهداف اصلاح غلات از جمله جو برای تولید ارقامی با کارایی مصرف آب بیشتر برای کشت در مناطق دچار محدودیت آب است [۲۰].

از آنجا که در پژوهش‌های مرتبط با تنش خشکی در

2 . Epicuticular wax
3 . Glauconess
4 . Cuticular Transpiration

1 . *Hordeum vulgare* L.

تغییرات میزان تعرق کوتیکولی، موم و کریستال‌های موم برگ ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی انتهایی

اسفند است که به‌طور تقریبی معادل زمان گلدهی در این منطقه است. اندازه‌گیری و یادداشت‌برداری‌ها در زمان صفر، ۱۴ و ۲۱ روز پس از گلدهی (مرحله ۵۰ زادوکس) صورت گرفت.

به‌منظور سنجش دمای کانوپی، با استفاده از دوربین حرارتی مادون قرمز^۱ مدل IVN 770-P بین ساعات ۱۲ تا ۱۳ ظهر که بیشترین تشعشع خورشید وجود دارد، از هر کرت عکس تهیه شد و سپس عکس‌ها با نرم‌افزار دوربین ارزیابی شد و دمای کانوپی برحسب درجه سانتی‌گراد برای هر کرت ثبت شد.

با انتخاب ۶ تا ۱۰ بوته به‌طور تصادفی از هر کرت و با استفاده از دستگاه اسپد مدل MINOLTA-502 میزان سبزیگی برگ پرچم اندازه‌گیری شد. مساحت برگ پرچم از حاصل ضرب طول در بزرگ‌ترین عرض برگ پرچم ۱۰ بوته از هر کرت در ضریب ثابت ۰/۷۵ به‌دست آمد [۴]. اندازه‌گیری شاخص سطح برگ^۲ با استفاده از دستگاه سطح برگ‌سنج پرتابل^۳ مدل LP-80 و براساس ضریب خاموشی و برحسب طول و عرض جغرافیایی بین ساعات ۱۱ صبح تا ۱۵ اندازه‌گیری شد. میزان لوله شدن برگ توسط امتیازدهی چشمی از یک تا پنج به‌دست آمد [۳۳]. میزان تعرق کوتیکولی با استفاده از معادله زیر برحسب وزن آب به‌ازای گرم ماده خشک محاسبه شد [۱۷]:

$$CT = (W_{5h} - W_{24h}) / DW \quad (1)$$

در این رابطه، CT تعرق کوتیکولی، W_{5h} وزن برگ پرچم جداشده بعد از ۵ ساعت در تاریکی و دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد، W_{24} وزن برگ پرچم جداشده بعد از ۲۴ ساعت در تاریکی و دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد و DW وزن خشک برگ پرچم (۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد) است.

گیاهان زراعی در سطح مزرعه، به ویژگی‌های مورفولوژیکی به‌ویژه صفاتی چون میزان تعرق کوتیکولی، موم و گلوکازنس برگ کمتر توجه شده است و با توجه به تأثیر این صفات در تحمل به خشکی، هدف پژوهش حاضر، ارزیابی واکنش ژنوتیپ‌های جو به تنش کم‌آبی آخر فصل و گزینش ژنوتیپ‌های برتر براساس خصوصیات برگ و عملکرد دانه است.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش، شش ژنوتیپ جو ('یوسف'، 'فجر ۳۰'، 'نصرت'، '46-PBYT'، '97-PBYT' و 'موروکو')، در دو آزمایش جداگانه براساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار، در مزرعه پژوهشی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی یزد، در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ بررسی شد. عرض جغرافیایی ۳۱ درجه و ۵۴ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۵۴ درجه و ۱۷ دقیقه شرقی و ارتفاع از سطح دریا ۱۲۳۷ متر بود. خاک محل آزمایش دارای بافت لومی - شنی - رسی، هدایت الکتریکی ۳/۸۸ دسی‌زیمنس بر متر و اسیدیته ۷/۸ بود.

آماده‌سازی زمین و عملیات کاشت براساس دستورالعمل اجرای آزمایش‌های غلات انجام شد. هر کرت شامل ۱۲ خط کاشت به طول ۵ متر و تراکم کاشت ۳۵۰ بذر در متر مربع بود. در شروع گلدهی برای گیاهان شاهد، آبیاری مطابق با نیاز گیاه و شرایط آب‌وهوایی انجام گرفت؛ ولی برای گیاهان تحت تیمار تنش خشکی، از شروع گلدهی تا پایان دوره رشد گیاه، آبیاری قطع شد. شایان ذکر است که اعمال تیمار تنش خشکی براساس روش زادوکس و همکاران مرحله ۵۰ در نظر گرفته شد [۴۳]. علت انتخاب تنش خشکی در مرحله آغاز گلدهی این بود که بررسی داده‌های هواشناسی ۶۰ ساله (۲۰۱۱-۱۹۵۱) منطقه یزد نشان داد که آغاز فصل خشکی در این منطقه در اوایل

1. Infrared Thermal Imager
2. Leaf Area Index (LAI)
3. AccuPAR PAR/LAI Ceptometer LP-80, Decagon Devices, Inc.

به‌زراعی کشاورزی

جدول ۱. مقایسه میانگین اثر ساده ژنوتیپ بر صفات مورد بررسی در ابتدای گلدهی (۰) در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در یزد

ژنوتیپ	مساحت برگ پرچم (cm ²)	سبزینگی برگ پرچم (Spad No.)	شاخص سطح برگ	تورق کوتیکولی (g H ₂ O/ g DW)	دمای کانوپی (°C)
	• DAA ^۱	• DAA	• DAA	• DAA	• DAA
یوسف	۱۲/۳۳ ^b	۵۱/۵۵ ^a	۲/۷۴ ^{ab}	۰/۸۶ ^b	۱۶/۲۰ ^a
فجر ۳۰	۱۴/۱۵ ^a	۴۵/۱۹ ^b	۲/۵۷ ^{ab}	۱/۲۶ ^a	۱۷/۵۰ ^a
نصرت	۷/۲۱ ^c	۴۸/۴۴ ^{ab}	۳/۰۹ ^a	۱/۰۱ ^b	۱۶/۹۵ ^a
PBYT-46	۱۴/۹۳ ^a	۴۹/۴۴ ^{ab}	۲/۳۴ ^b	۰/۹۸ ^b	۱۶/۴۸ ^a
PBYT-97	۶/۸۳ ^c	۴۸/۳۸ ^{ab}	۲/۳۲ ^b	۱/۰۱ ^b	۱۶/۵۸ ^a
موروکو	۴/۲۶ ^d	۵۰/۷۵ ^a	۲/۲۴ ^b	۱/۳۰ ^a	۱۶/۲۵ ^a

اعداد هر ستون که دارای دست کم یک حرف مشترک اند، از نظر آماری در سطح احتمال ۵ درصد اختلاف معنادار ندارند (آزمون دانکن ۵٪ < P).

نتایج و بحث

مساحت برگ پرچم

بیشترین مساحت برگ پرچم از ژنوتیپ‌های 'فجر ۳۰' و 'PBYT-46' به دست آمد و ژنوتیپ 'موروکو' کمترین مساحت برگ پرچم را به خود اختصاص داد (جدول‌های ۱ و ۲). به طور کلی، اندازه برگ پرچم در جوهای دوردیفه کوچک‌تر از جوهای شش‌ردیفه است [۳۸]. برگ پرچم به عنوان آخرین برگ ظهور یافته در گیاه، مهم‌ترین اندام فتوسنتزی از زمان اواسط مرحله آبستنی^۳ (مرحله ۴۳ زادوکس) تا پایان دوره پر شدن دانه است [۳۵]. مساحت برگ پرچم در بسیاری از غلات همبستگی مثبتی با عملکرد دانه دارد، ولی سطح برگ بیشتر ممکن است موجب تلفات بیشتر آب به علت تبخیر و تورق بیشتر شود. بنابراین سطح برگ بهینه برای فتوسنتز کافی و فرایندهای حیاتی در گیاه مورد نیاز است [۲۹]. واکنش ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی در صفت مساحت برگ پرچم در ۱۴ روز پس از گلدهی متفاوت بود، به طوری که در ۱۴ روز پس از گلدهی در شرایط تنش، افزایش مساحت برگ پرچم در ژنوتیپ 'فجر ۳۰' و 'موروکو' نسبت به تیمار کنترل دیده شد (شکل ۱ - الف).

برای اندازه‌گیری مقدار موم برگ، شش قطعه ۲/۵ سانتی‌متر مربعی از برگ پرچم تهیه شد و بر اساس روشی که بر پایه تغییر رنگ دی‌کرومات پتاسیم با موم اپیکوتیکولی است و با مقایسه در برابر منحنی استاندارد تهیه شده از پلی اتیلن گلاکول ۶۰۰۰ در طول موج ۵۹۰ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر مدل Cary 300 Scan خوانده شد و غلظت موم، بر اساس میلی‌گرم در متر مربع برگ به دست آمد [۲۰، ۱۸]. به منظور بررسی کریستال‌های موم در سطح برگ، ۱۰ قطعه ۲ سانتی‌متری از برگ پرچم در محلول فیکساتیو فرمالین استو الکل تثبیت شد. سپس نمونه‌ها با طلا پوشانده شد و با میکروسکوپ الکترونی جاروب^۲ مدل HITACHI- S4160 در ولتاژ ۱۵ کیلووات و بزرگنمایی ۳۰۰×، ۳۰۰۰× و ۳۰۰۰۰× مشاهده شد.

تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS صورت پذیرفت و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون چنددامنه‌ای دانکن انجام گرفت. شایان ذکر است که به دلیل اجرای دو آزمایش به صورت جداگانه، نیاز به تجزیه مرکب داده‌ها بود، ولی قبل از آن، آزمون یکنواختی واریانس اشتباه آزمایشی با استفاده از آزمون بارتلت صورت گرفت. همچنین در تجزیه واریانس عملکرد دانه از روش برش‌دهی فیزیکی استفاده شد [۲].

1 . Day After Anthesis

2 . Scanning Electron Microscope (SEM)

3 . mid-booting

تغییرات میزان تعرق کوتیکولی، موم و کریستال‌های موم برگ ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی انتهایی

جدول ۳. تجزیه واریانس اثر تیمارهای محلول‌پاشی اسید جیبرلیک و حلقه‌برداری بر خصوصیات کمی و کیفی میوه انگور پیدانه یاقوتی^۱

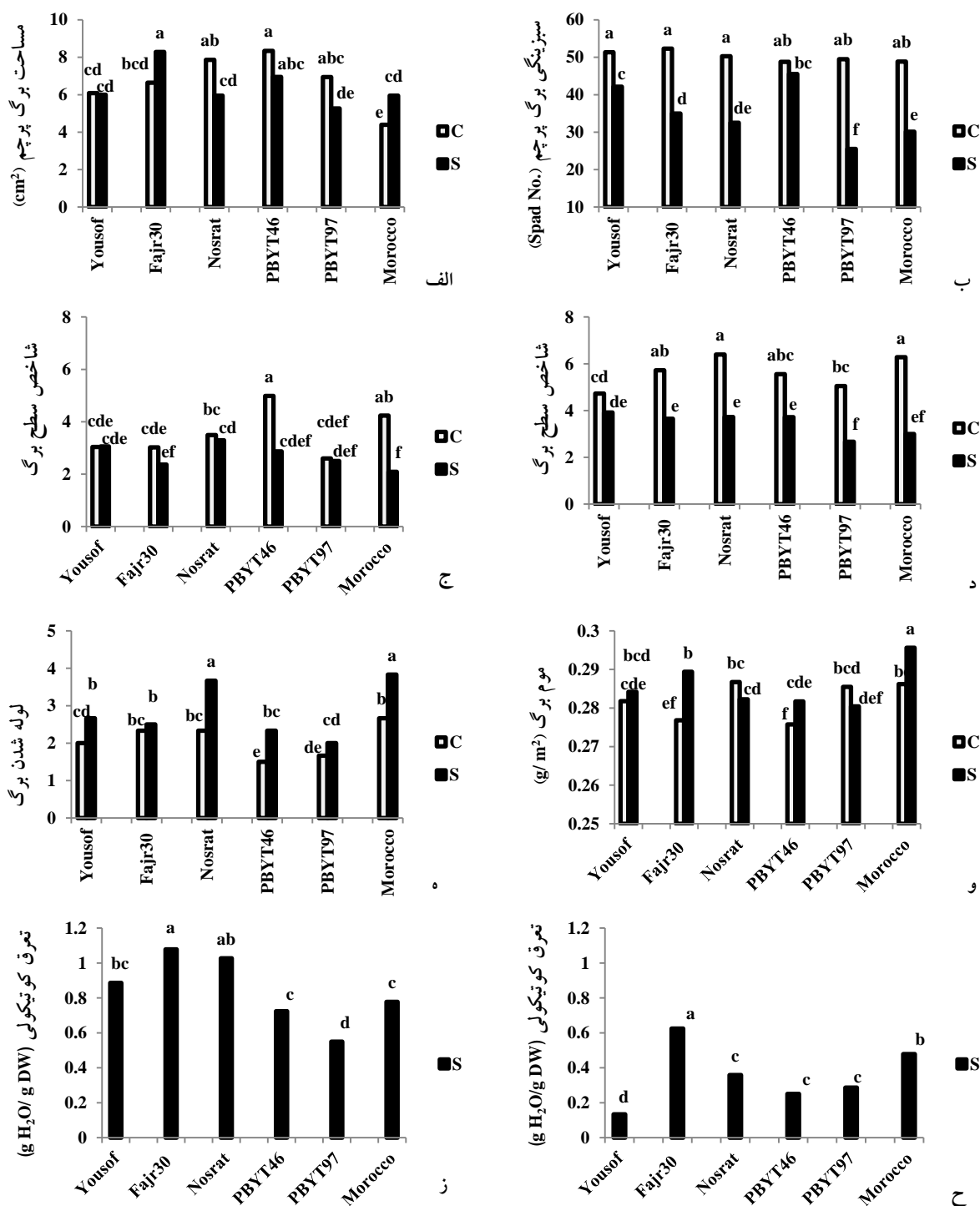
میانگین مربعات

تراکم حبه در خوشه	نسبت قند به اسید	اسیدیته	مواد جامد محلول	وزن خشک	وزن تر	اندازه حبه	قطر حبه	طول حبه	وزن حبه	اندازه خوشه	عرض خوشه	طول نهایی خوشه	وزن خوشه	درجه آزادی	منابع تغییرات
۰/۰۰۳ ^{ns}	۵۳ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۲/۵۵ ^{ns}	۰/۰۶ ^{ns}	۰/۶۱ ^{ns}	۰/۰۶ ^{ns}	۰/۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۰۰۸ ^{ns}	۰/۰۰۹ ^{ns}	۴۲۸ ^{ns}	۳/۳۲*	۷/۴۳ ^{ns}	۳۵۸۷ ^{ns}	۳	بلوک
۲۵/۳۳ ^{**}	۷۸۵ ^{**}	۰/۰۳ ^{**}	۳۸/۲۵ ^{**}	۰/۵۵ ^{**}	۷/۲۶ ^{**}	۰/۴۹ ^{**}	۰/۰۳ ^{**}	۰/۳ ^{**}	۰/۶۱ ^{**}	۷۳۲۵۹ ^{**}	۲۴/۸۵ ^{**}	۳۱۷/۲۳ ^{**}	۹۵۶۹۳ ^{**}	۳	اسید جیبرلیک
۰/۰۰۷ ^{ns}	۴۱۶ ^{**}	۰/۰۳ ^{**}	۳/۱ ^{ns}	۰/۰۶ ^{ns}	۰/۰۶ ^{ns}	۰/۴۴ ^{**}	۰/۰۳ ^{**}	۰/۰۷ ^{**}	۰/۱۵*	۴۴۵ ^{ns}	۹/۴۴ ^{**}	۴۱/۲۱ ^{**}	۴۰۱۱۶ ^{**}	۱	حلقه برداری
۰/۰۰۶ ^{ns}	۸۳ ^{ns}	۰/۰۰۳ ^{ns}	۳/۶۶ ^{ns}	۰/۱ ^{ns}	۵/۳۱ ^{ns}	۰/۰۲۶ ^{**}	۰/۰۰۱*	۰/۰۱ ^{**}	۰/۰۲*	۳۳۹۳ ^{ns}	۰/۵۷ ^{ns}	۳۳/۸۶ ^{ns}	۲۱۵۳۷ ^{**}	۳	اسید جیبرلیک x حلقه‌برداری
۰/۰۰۰	۴۰	۰/۰۰۱	۳/۲۹	۰/۰۶	۱/۳۹	۰/۰۰۴	۰/۰۰۶	۰/۰۰۲	۰/۰۳	۱۶۱۶	۱/۰۵	۴/۴۸	۸۳۵۸۸	۲۱	خطای آزمایش
۰/۰۰۲	۳۰	۰/۰۰۰۷	۲/۰۶	۰/۰۵	۱/۰۸	۰/۰۰۴	۰/۰۰۴	۰/۰۰۱	۰/۰۰۹	۸۱۴	۰/۹۵	۱/۶۵	۵۹۵۷۷	۳۲	خطای نمونه‌برداری
۰/۰۰۱	۱۰۷	۶/۸۹	۷/۳۱	۲۰/۲۸	۱۵/۵۵	۳/۸۹	۱/۸۲	۲/۶	۸/۰۶	۱۴/۱۸	۹/۴۴	۶/۳۱	۱۱/۴۳	--	ضریب تغییرات (%) (CV)

ns: معنادار در سطح ۵ درصد، * معنادار در سطح ۱ درصد، ** معنادار در سطح ۰٫۵ درصد، *** معنادار در سطح ۰٫۰۱ درصد

به‌زراعی کشاورزی

ساناز افشاری بیهانی زاده و همکاران



شکل ۱. مقایسه میانگین صفات ژنوتیپ‌های مختلف جو: مساحت برگ پرچم در ۱۴ روز پس از گلدهی (الف)، سبزیگی برگ پرچم در ۲۱ روز پس از گلدهی (ب)، شاخص سطح برگ در ۱۴ (ج) و ۲۱ روز پس از گلدهی (د)، درجه لوله‌ای شدن برگ در ۲۱ روز پس از گلدهی (ه)، مقدار موم برگ در ۲۱ روز پس از گلدهی (و)، تعرق کونیکولی در ۱۴ (ز) و ۲۱ روز پس از گلدهی (ح) در مزرعه در شرایط تنش خشکی (S) و شاهد (C) در سال ۹۰-۱۳۸۹ در یزد. میانگین ستون‌های دارای دست‌کم یک حرف مشترک، از نظر آماری در سطح احتمال ۵ درصد اختلاف معنادار ندارند (آزمون دانکن $P < 0.05$).

به‌زراعی کشاورزی

تغییرات میزان تعرق کوتیکولی، موم و کریستال‌های موم برگ ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی انتهایی

سبزی‌نگی برگ پرچم

تنش خشکی در همهٔ مراحل اندازه‌گیری، موجب کاهش سبزی‌نگی برگ پرچم شد (جدول ۲). برخی عوامل محیطی مانند رطوبت خاک و در نتیجه محتوای آب برگ ممکن است قرائت‌های اسپد را تحت تأثیر قرار دهند [۳۲]. کاهش محتوای کلروفیل در شرایط تنش خشکی در سایر مطالعاتی که در گیاه جو صورت گرفته نیز گزارش شده است [۱]. در مرحلهٔ ۲۱ روز پس از گلدهی که تنش خشکی در شدیدترین وضعیت خود بود، بیشترین محتوای کلروفیل از ژنوتیپ‌های 'PBYT-46' و 'یوسف' به دست آمد (جدول ۲). محتوای کلروفیل ارقام متحمل و حساس در شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد، اما ارقام متحمل به خشکی در شرایط تنش محتوای کلروفیل بیشتری دارند [۴۰].

بررسی روند تغییر میزان سبزی‌نگی برگ پرچم نشان داد که در شرایط تنش خشکی از زمان صفر تا ۱۴ روز پس از گلدهی روند افزایشی در اکثر ژنوتیپ‌ها مشاهده شد، اما از زمان ۱۴ تا ۲۱ روز پس از گلدهی، کاهش شدیدی در میزان سبزی‌نگی برگ پرچم همهٔ ژنوتیپ‌ها مشاهده شد. به نظر می‌رسد روند افزایشی محتوای کلروفیل در مراحل اولیهٔ تنش خشکی به دلیل کاهش سطح برگ باشد. در واقع گیاه با کمتر کردن سطح برگ در شرایط تنش، سطح تعرق‌کننده را به منظور جلوگیری از اتلاف آب کم می‌کند و در نتیجه با وجود کاهش مقدار کل کلروفیل در برگ، مقدار کلروفیل در واحد سطح برگ افزایش می‌یابد [۳]. اما در آخرین مرحلهٔ نمونه‌برداری به دلیل زیاد بودن شدت تنش خشکی احتمالاً تخریب کلروپلاست، اکسیداسیون نوری کلروفیل و افزایش فعالیت آنزیم کلروفیل‌لاز صورت گرفته است [۹] و کاهش چشمگیری در محتوای کلروفیل مشاهده شده است (شکل ۱-ب).

شاخص سطح برگ

تنش خشکی در همهٔ مراحل اندازه‌گیری، موجب کاهش شاخص سطح برگ نسبت به تیمار کنترل در همهٔ ژنوتیپ‌های مورد مطالعه شد (جدول ۲). اما تفاوت بین تیمار تنش خشکی و تیمار کنترل در ۲۱ روز پس از گلدهی به مراتب بیشتر از ۱۴ پس از گلدهی بود (شکل ۱ - ج و د). هرچند که گیاه جو، گیاهی با رشد محدود است و بعد از مرحلهٔ گلدهی نباید تغییرات زیادی در شاخص سطح برگ نشان دهد، از آنجا که اولین تأثیر کمبود رطوبت بر رشد گیاه، کاهش سطح برگ و در نهایت کاهش رشد است، کاهش شاخص سطح برگ در اثر تنش خشکی، کاملاً منطقی به نظر می‌رسد. کاهش رشد برگ در اثر کمبود آب ممکن است نوعی پاسخ سازشی در نظر گرفته شود، به طوری که با کاهش سطح برگ در نهایت میزان تعرق به ازای هر گیاه کاهش می‌یابد. کاهش تعرق ممکن است بقای گیاه را از طریق افزایش مدت دسترسی به آب در منطقهٔ ریشه طولانی‌تر کند [۳۶]. همچنین کاهش شاخص سطح برگ در اثر کمبود رطوبت، افزون بر کاهش رشد برگ به دلیل ریزش برگ توجیه‌شدنی است [۴۲].

لوله شدن برگ

در این تحقیق، تنش خشکی موجب افزایش میزان لوله شدن برگ نسبت به تیمار کنترل در هر دو مرحلهٔ ۱۴ و ۲۱ روز پس از گلدهی شد (جدول ۲) و این افزایش در ژنوتیپ‌های 'نصرت' و 'موروکو' به وضوح بیشتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود (شکل ۱ - ه). هرچند که لوله شدن برگ مزایایی را برای گیاه در شرایط تنش خشکی از طریق محافظت نوری و کاهش تعرق از کانوپی ایجاد می‌کند، دمای کانوپی را نیز از طریق کاهش سطح برگ در معرض تابش خورشید، کاهش می‌دهد؛ اما در شرایط مطلوب، لوله

تعرق کوتیکولی

از آنجا که تعرق کوتیکولی صفتی است که در شرایط تنش خشکی اهمیت پیدا می‌کند و در شرایط شاهد به‌طور کلی نسبت به تعرق روزنه‌ای مقدار آن ناچیز است، زیاد بودن تعرق کوتیکولی در شرایط شاهد، به‌دلیل مقدار آب بیشتر در برگ است و نمی‌تواند معیار تعرق کوتیکولی باشد. بنابراین در اینجا به مقایسهٔ ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش خشکی بسنده شده است. در ژنوتیپ‌های جو، میانگین تعرق کوتیکولی گیاهان آبیاری‌شده، ۲۰ درصد بیشتر از گیاهان تحت تنش آبی بود [۲۰]. در همهٔ مراحل نمونه‌برداری میزان تعرق کوتیکولی در ژنوتیپ 'فجر ۳۰' و در شرایط تنش، بیشتر از ژنوتیپ‌های دیگر بود (شکل ۱- ز، ۱- ح). همچنین در مرحلهٔ ۲۱ روز پس از گلدهی که شدت تنش در بیشترین حد خود است، کمترین میزان تعرق کوتیکولی از ژنوتیپ‌های 'یوسف' و 'PBYT-46' به‌دست آمد (شکل ۱- ح). به‌نظر می‌رسد که ژنوتیپ‌های جو با تعرق کوتیکولی کمتر، از آنجا که کارایی مصرف بیشتری از آب در دسترس ایجاد می‌کنند، در شرایط کم‌آبی، مزیت چشمگیری از لحاظ تحمل به خشکی دارند [۲۰].

موم برگ

در زمان ۱۴ روز پس از گلدهی، مقدار موم برگ در شرایط شاهد بیش از مقدار آن در شرایط تنش بود، حال آنکه در ۲۱ روز پس از گلدهی مقدار موم برگ در شرایط تنش خشکی بیشتر از شرایط شاهد بود و بیشترین و کمترین مقدار موم برگ به‌ترتیب از ژنوتیپ‌های 'موروکو' و 'PBYT-46' به‌دست آمد (جدول ۲). تفاوت در مقدار موم بین ژنوتیپ‌های ذرت نیز گزارش شده است، به‌طوری که تیپ‌های وحشی مقدار موم بیشتری نسبت به موتانت‌ها تولید کردند [۱۲]. گیاهان متحمل به تنش، به‌عنوان مثال

شدن برگ همیشه با کاهش پتانسیل عملکرد ارتباط دارد [۳۵] و از آنجا که ژنوتیپ‌های 'موروکو' و 'نصرت' در هر دو شرایط تنش و شاهد بیشترین میزان لوله شدن برگ را به خود اختصاص دادند (شکل ۱- ه)، می‌توان به‌طور قاطع نتیجه گرفت که این دو ژنوتیپ، تحمل بیشتری به خشکی نسبی در مقایسه با دیگر ژنوتیپ‌ها دارند.

دمای کانوپی

در دو مرحلهٔ ۱۴ و ۲۱ روز پس از گلدهی، تنش خشکی موجب افزایش دمای کانوپی در همهٔ ژنوتیپ‌ها شد. ژنوتیپ 'فجر ۳۰' در هر دو مرحلهٔ ۱۴ و ۲۱ روز پس از گلدهی، بیشترین دمای کانوپی را به خود اختصاص داد (جدول ۲). با این حال، در هر دو مرحله، بیشترین درصد افزایش دمای کانوپی نسبت به شرایط شاهد از ژنوتیپ 'نصرت' به‌دست آمد. دیگر پژوهشگران نیز به افزایش دمای کانوپی ژنوتیپ‌های جو در شرایط تنش خشکی اشاره کرده‌اند [۵]. از آنجا که دمای کانوپی با وضعیت آبی گیاه و عملکرد همبستگی دارد [۳۵]، به‌نظر می‌رسد ژنوتیپ‌هایی با دمای کانوپی کمتر، وضعیت بهتر آبی را نشان می‌دهند و تحمل بیشتری به تنش خشکی خواهند داشت [۳۵]. در شرایط تنش خشکی، روند افزایشی در دمای کانوپی در همهٔ ژنوتیپ‌ها مشاهده شد. به‌نظر می‌رسد با افزایش سن گیاه و رسیدن به مرحلهٔ رسیدگی و زرد شدن برگ‌ها و اندام‌های گیاه و همچنین گرم‌تر شدن دمای هوا، دمای کانوپی بیشتر می‌شود و در شرایط تنش خشکی افزون‌بر موارد یادشده، آب موجود در گیاه هم به‌شدت کاهش یافته است که در نتیجه افزایش دما به‌وضوح مشخص است.

به‌زراعی کشاورزی

تغییرات میزان تعرق کوتیکولی، موم و کریستال‌های موم برگ ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی انتهایی

تنهایی که به شرایط خشک سازگارند، اغلب نسبت به گیاهانی که از مناطق معتدل‌تر منشأ گرفته‌اند یا گیاهان حساس به تنش، موم ضخیم‌تری دارند؛ البته این موضوع همیشه مصداق ندارد [۴۱].

موم‌های اپیکوتیکولی به بهبود کارایی مصرف آب گیاه [۲۳] و تنظیم مقدار رطوبت خروجی از طریق تعرق شهرت دارند [۲۰]، از این‌رو افزایش مقدار موم اپیکوتیکولی ممکن است نوعی سازگاری در برابر شرایط محیطی نظیر خشکی باشد [۱۳]. از آنجا که موم برگ نقش محافظتی در برابر هدررفت آب از طریق کوتیکول دارد و نیز افزایش مقدار موم جزو سازوکارهای اجتناب از پسابدگی طبقه‌بندی می‌شود، ژنوتیپی که موم بیشتری داشته باشد با به‌کارگیری سازوکار اجتناب، با تنش خشکی مقابله می‌کند، ولی این افزایش مقدار موم، الزاماً با عملکرد دانه ارتباط ندارد، زیرا ممکن است افزایش موم به هزینه عملکرد صورت گرفته باشد. هرچند که برخی پژوهشگران بیان کردند افزایش موم اپیکوتیکولی تحت شرایط خشکی در جو با عملکرد دانه ارتباط دارد [۲۰]. مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار آبی در ژنوتیپ نشان داد که در ۲۱ روز پس از گلدهی، تنش خشکی موجب افزایش موم برگ در همه ژنوتیپ‌ها به‌جز ژنوتیپ‌های 'نصرت' و 'PBYT-97' شد که البته در این دو ژنوتیپ نیز با تیمار کنترل از لحاظ آماری تفاوت معناداری مشاهده نشد (شکل ۱ - و).

تشخیص ترتیب اثرگذاری آنها مشکل است [۴۱]. افزون‌بر این، در توجیه این موضوع باید خاطر نشان کرد از آنجا که کاهش هدایت روزنه‌ای مهم‌ترین عامل در افزایش دمای کانوپی است [۲۶] و ژنوتیپ 'فجر ۳۰' در شرایط تنش خشکی، کمترین میزان هدایت روزنه‌ای (داده‌ها ارائه نشده‌اند) و بیشترین دمای کانوپی را نسبت به دیگر ژنوتیپ‌ها به خود اختصاص داده است (جدول ۲). از طرف دیگر، از آنجا که در شرایط تنش خشکی، تعرق کوتیکولی اهمیت زیادی می‌یابد، به‌طوری که اتلاف آب بدون کنترل روزنه از اپیدرم برگ ممکن است بیش از ۵۰ درصد کل تعرق در گیاه گندم تحت تنش خشکی در طول روز محاسبه شود [۳۷]. از این‌رو در مورد ژنوتیپ 'فجر ۳۰' به‌نظر می‌رسد که در شرایط تنش خشکی با بسته شدن روزنه‌ها و افزایش دمای کانوپی، تعرق کوتیکولی افزایش چشمگیری یافته است؛ در نتیجه با استفاده از سازوکاری نظیر افزایش موم برگ سعی شده از هدررفت بیشتر آب جلوگیری شود که البته چندان مؤثر واقع نشده است.

کریستال‌های موم برگ (گلوکازنس)

تأثیرات موم کوتیکولی در روابط آبی، به مقدار موم کوتیکولی تولیدشده و ترکیبات آنها، وجود کریستال‌های موم اپیکوتیکولی، اندازه، پراکنش و جهت‌گیری این کریستال‌های موم اپیکوتیکولی بستگی دارد [۲۳]. بررسی مقدار گلوکازنس برگ‌های ژنوتیپ‌های جو نشان داد که در اکثر قریب به اتفاق ژنوتیپ‌ها، تراکم کریستال‌های موم در سطح برگ در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط شاهد افزایش یافته است و این افزایش در ژنوتیپ‌های 'یوسف' و 'PBYT-46' به‌وضوح قابل رؤیت است (شکل‌های ۲ و ۳). همچنین مقدار موم نیز در ژنوتیپ‌های مذکور در شرایط تنش خشکی افزایش یافته است، هرچند که

از آنجا که داده‌های دمای کانوپی و مقدار موم برگ ژنوتیپ‌ها کاملاً همسو هستند، به‌طوری که بیشترین دمای کانوپی (جدول ۲) و مقدار زیاد موم (شکل ۱ - و) از ژنوتیپ 'فجر ۳۰' به‌دست آمده است، به‌نظر می‌رسد افزایش دمای کانوپی یکی از عوامل مؤثر در افزایش موم برگ باشد. البته با توجه به این موضوع که درجه حرارت، شدت نور و مقدار رطوبت بر مورفولوژی موم تأثیر می‌گذارند و از آنجا که این عوامل همزمان اتفاق می‌افتند،

به‌زراعی کشاورزی

محصول نیز از ژنوتیپ‌های 'فجر ۳۰' و 'نصرت' به ترتیب ۹۵/۷۹ و ۹۴/۴۸ درصد به دست آمد (شکل ۴). همچنین کمترین درصد کاهش عملکرد دانه از ژنوتیپ‌های 'یوسف' و 'PBYT-46' به ترتیب به میزان ۷۲/۴۰ و ۷۴/۶۳ درصد حاصل شد (شکل ۴). کاهش عملکرد دانه غلات در شرایط تنش خشکی، در بسیاری از مطالعات گزارش شده است [۲۴، ۶]. میزان فتوستتیز گیاهان در معرض تنش خشکی به دلیل بسته شدن روزنه‌ها و فرایندهای غیرروزنه‌ای کاهش می‌یابد که موجب کاهش رشد و عملکرد نهایی و در نهایت از دست رفتن محصول می‌شود [۸، ۳۰].

بررسی همبستگی ساده صفات در شرایط تنش خشکی در جدول ۳ آورده شده است. یکی از موضوع‌های مورد انتظار در این تحقیق، یافتن ارتباط منفی بین میزان تعرق کوتیکولی و موم برگ در شرایط تنش خشکی بود. اما از آنجا که ژنوتیپ 'فجر ۳۰' بیشترین میزان تعرق کوتیکولی (شکل ۱ - ز و ح) و مقدار زیاد موم برگ (شکل ۱ - و) را نسبت به ژنوتیپ‌های دیگر به خود اختصاص داد، به نظر می‌رسد تأثیر تعیین‌کننده‌ای در همبستگی این صفات داشت و موجب شد برخلاف انتظار، ارتباط مثبت و معناداری بین دو صفت مذکور در شرایط تنش خشکی دیده شود (جدول ۳). از این رو برای یافتن ارتباط منفی بین دو صفت تعرق کوتیکولی و مقدار موم برگ در شرایط تنش خشکی، مطالعه همزمان تعداد بیشتری ژنوتیپ باید مدنظر قرار گیرد.

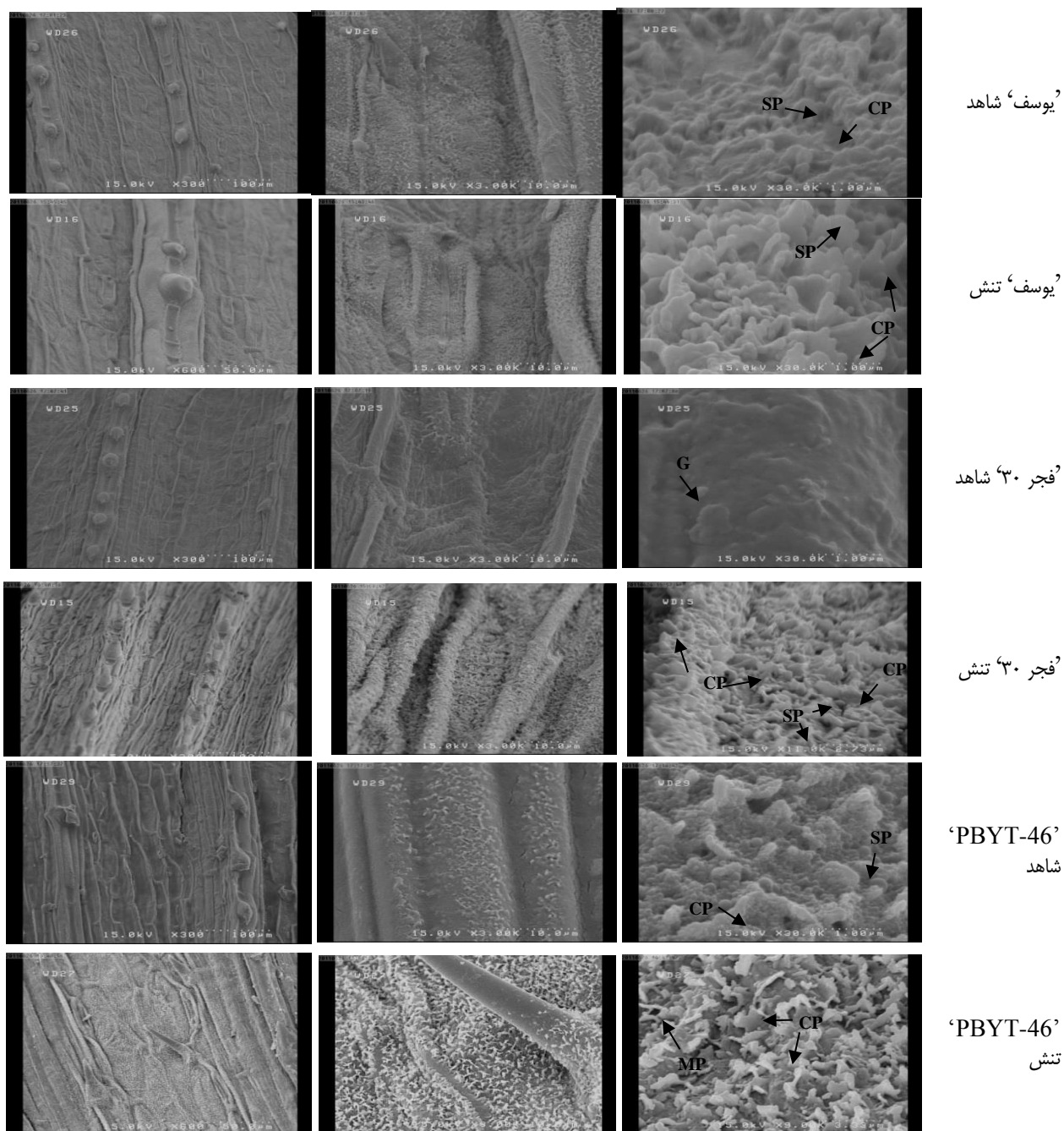
بیشترین افزایش موم از این ژنوتیپ‌ها به دست نیامده است (شکل ۱ - و). باید توجه داشت که وجود گلوکازانس همیشه با مقادیر بیشتر موم برگ ارتباط ندارد و بیشتر مربوط به شکل کریستال‌های موم سطح برگ است که موجب بازتاب نور و کاهش دمای کانوپی می‌شود و از این طریق، موجب جلوگیری از خسارات تشعشع زیاد و غیره در شرایط تنش خشکی می‌شود [۲۵، ۷]. نکته جالب توجه اینک که دو ژنوتیپ 'یوسف' و 'PBYT-46' کمترین درصد افزایش دمای کانوپی را در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط شاهد از خود نشان دادند. همچنین در این مطالعه، تراکم و شکل کریستال‌های موم در ژنوتیپ‌های مورد بررسی متفاوت بود (شکل‌های ۲ و ۳). پژوهشگران به اشکال مختلف کریستال‌های موم اپیکوتیکولی برگ در ذرت اشاره کرده‌اند که عبارت‌اند از صفحات نیم‌دایره^۱، صفحات کنگره‌دار^۲، صفحات غشایی^۳، میله‌های کوچک^۴، میله‌ای^۵، کروی^۶ و کرمی شکل^۷ [۱۲]. بررسی شکل کریستال‌های موم در این مطالعه نشان می‌دهد که کریستال‌هایی به شکل صفحات کنگره‌دار در تمام ژنوتیپ‌ها دیده می‌شود (شکل‌های ۲ و ۳).

عملکرد دانه

تنش خشکی موجب کاهش عملکرد دانه همه ژنوتیپ‌های مورد بررسی شده است (شکل ۴). هرچند که بیشترین عملکرد دانه در شرایط شاهد از ژنوتیپ 'نصرت' به دست آمد که با ژنوتیپ‌های 'فجر ۳۰' و 'PBYT-97' در یک گروه آماری قرار گرفت، اما بیشترین میزان از دست رفتن

- 1 . semicircular platelets
- 2 . crenated platelets
- 3 . membraneous platelets
- 4 . rodlets
- 5 . rods
- 6 . globules
- 7 . wax worms

تغییرات میزان تعلق کوتیکولی، موم و کریستال‌های موم برگ ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی انتهایی



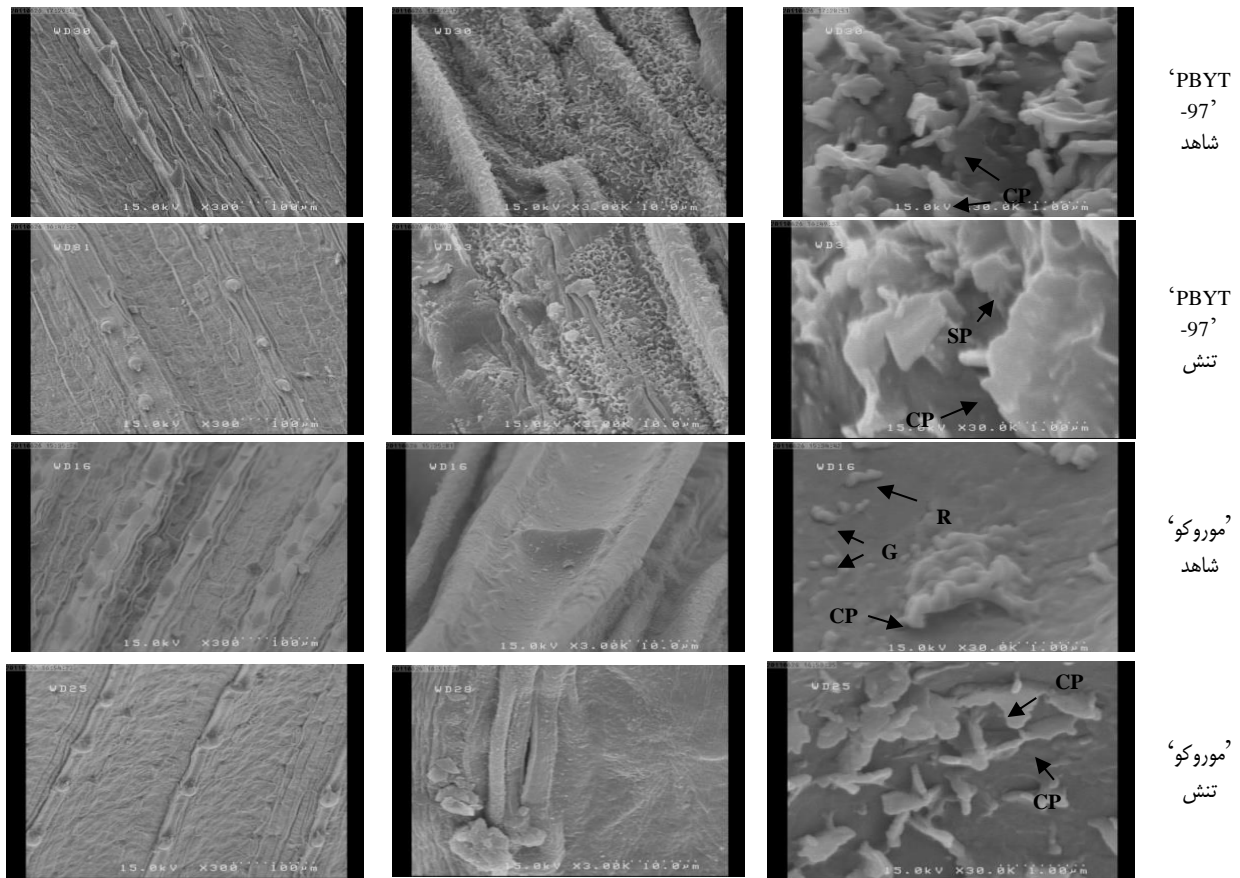
شکل ۲. عکس میکروسکوپ الکترونی (SEM) موم اپیکوتیکولی ژنوتیپ‌های مختلف جو ('یوسف'، 'فجر ۳۰'، 'PBYT-46'، 'PBYT-97' و 'موروکو') در مزرعه در شرایط تنش خشکی (قطع آبیاری در زمان گلدهی) و شاهد (آبیاری) در سال ۹۰-۱۳۸۹ در یزد. از چپ به راست، عکس‌ها با بزرگنمایی ۳۰۰، ۳۰۰۰ و ۳۰۰۰۰× و نقطه‌چین کنار عکس‌ها به ترتیب نشان‌دهنده ۱۰، ۱۰۰ و ۱ μm هستند. نمونه‌هایی از شکل کریستال‌های موم در شکل توسط پیکان‌ها مشخص شده‌اند: SP (Semicircular Platelets) صفحات نیم‌دایره، CP (Crenated Platelets) صفحات CP (Crenated Platelets) کنگره‌دار، MP (Membraneous Platelets) صفحات غشایی و G (Globules) کروی.

به زراعی کشاورزی

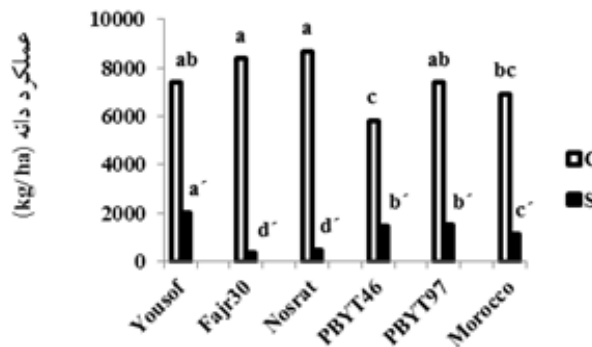
دوره ۱۷ ■ شماره ۲ ■ تابستان ۱۳۹۴

۴۹۷

ساناز افشاری بهیانی زاده و همکاران



شکل ۳. عکس میکروسکوپ الکترونی (SEM) موم اپیکوتیکولی. از چپ به راست، عکس‌ها با بزرگنمایی $\times 3000$ ، $\times 30000$ و $\times 300000$ و نقطه‌چین کنار عکس‌ها به ترتیب نشان‌دهنده ۱۰، ۱۰۰ و ۱ μm هستند (به علت عدم وضوح عکس مربوط به ژنوتیپ 'نصرت' در بزرگنمایی $\times 300000$ ، عکس‌های مربوط به این ژنوتیپ ارائه نشده است). نمونه‌هایی از شکل کریستال‌های موم در شکل توسط پیکان‌ها مشخص شده‌اند: CP (Crenated Platelets) صفحات نیم‌دایره، SP (Semicircular Platelets) صفحات نیم‌دایره، R (Rodlets) میله‌های کوچک و G (Globules) کروی.



شکل ۴. مقایسه میانگین اثر متقابل تیمار آبی در ژنوتیپ بر عملکرد دانه در مزرعه در شرایط تنش خشکی (S) و شاهد (C) در سال ۹۰-۱۳۸۹ در یزد (به دلیل مقایسه میانگین جداگانه تیمار شاهد و تنش، برای جلوگیری از اشتباه علامت پریم اضافه شده است). میانگین ستون‌های دارای دست‌کم یک حرف مشترک، از نظر آماری در سطح احتمال ۵ درصد اختلاف معنادار ندارند (آزمون دانکن $P < 0.05$).

به‌زراعی کشاورزی

دوره ۱۷ ■ شماره ۲ ■ تابستان ۱۳۹۴

تغییرات میزان تعرق کوتیکولی، موم و کریستال‌های موم برگ ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی انتهایی

جدول ۳. همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در ژنوتیپ‌های جو در شرایط تنش

مساحت برگ [†]	SPAD	LAI	لوله شدن برگ	دمای کانوپی	تعرق کوتیکولی	موم برگ	عملکرد دانه
۱							
مساحت برگ							
SPAD	۰/۳۴						
LAI	۰/۳۴	۰/۷۲**					
لوله شدن برگ	-۰/۱۰	-۰/۳۲	۱				
دمای کانوپی	-۰/۱۴	-۰/۲۸	۰/۲۳	۱			
تعرق کوتیکولی	۰/۴۵	-۰/۴۷*	۰/۲۷	۰/۳۴	۱		
موم برگ	۰/۱۵	-۰/۲۷	۰/۵۴*	۰/۲۲	۰/۵۹**	۱	
عملکرد دانه	-۰/۳۹	۰/۳۸	-۰/۳۶	-۰/۴۶*	-۰/۷۹**	-۰/۲۴	۱

* و **: به ترتیب معنادار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

[†] مساحت برگ مربوط به مرحله ۱۴ روز پس از گلدهی است و سایر صفات مربوط به ۲۱ روز پس از گلدهی است.

اندازه، پراکنش و جهت‌گیری این کریستال‌ها بستگی دارد [۲۳]، بررسی ترکیب بیوشیمیایی موم برگ در دامنه وسیعی تری از ژنوتیپ‌ها و شناسایی انواع کریستال‌های موم اپیکوتیکولی برگ از نظر شکل و ابعاد آنها در شرایط تنش خشکی برای تحقیقات آینده پیشنهاد می‌شود.

منابع

۱. حداد ر و سالک جلالی م (۱۳۸۸) بررسی میزان پروتئین و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت تحت تنش کمبود آب در لاین‌های جو. فن‌آوری تولیدات کشاورزی. (۲)۹: ۱-۱۰.
۲. سلطانی ا (۱۳۸۹) کاربرد نرم‌افزار SAS در تجزیه‌های آماری. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. ۱۸۲ ص.
۳. صالحی م، کوچکی ع و نصیری محلاتی م (۱۳۸۲) میزان نیتروژن و کلروفیل برگ به‌عنوان شاخصی از تنش خشکی در گندم. پژوهش‌های زراعی ایران. (۲)۱: ۱۹۹-۲۰۵.
۴. فصیحی خ (۱۳۷۳) مقایسه رشد، عملکرد و اجزای

به‌طور کلی، هرچند افزایش کمیت موم برگ در شرایط تنش خشکی در برخی ژنوتیپ‌ها تأیید شده است، از آنجا که افزایش موم برگ همبستگی معناداری با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی ندارد (جدول ۳)، نمی‌توان ژنوتیپ‌های با مقدار موم زیاد را به‌عنوان ژنوتیپ‌هایی با عملکرد زیاد در شرایط تنش خشکی توصیه کرد. همچنین از آنجا که ژنوتیپ‌های 'یوسف' و 'PBYT-46' با داشتن تراکم بیشتر کریستال‌های موم اپیکوتیکولی، دمای کانوپی و تعرق کوتیکولی کمتر و کاهش کمتر کلروفیل در شرایط تنش خشکی از عملکرد مطلوب فتوسنتز و در نهایت درصد کاهش کمتری در عملکرد دانه برخوردار بودند، می‌توان نتیجه گرفت که افزایش تراکم کریستال‌های موم اپیکوتیکولی که موجب بازتاب نور و کاهش دمای کانوپی می‌شود [۷، ۲۵] احتمالاً تأثیر بیشتری نسبت به کمیت موم در تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های جو به‌ویژه در مناطقی با شرایط آب‌وهوایی یزد (رطوبت نسبی کم، دما و شدت تابش زیاد) داشته باشد. همچنین از آنجا که تأثیرات موم کوتیکولی در روابط آبی، به مقدار موم کوتیکولی تولیدشده و ترکیبات آنها، وجود کریستال‌های موم اپیکوتیکولی،

- physicochemical properties and topography of maize leaf surfaces. *Plant, Cell and Environment*. 25: 1-16.
13. Cameron KD and Teece MA (2006) Increased accumulation of cuticular wax and expression of lipid transfer protein in response to periodic drying events in leaves of tree tobacco. *Plant Physiology*. 140: 176-183.
 14. Ceccarelli S, Grando S, Maatougui M, Michael M, Slash M, Haghparast R, Rahmanian M, Taheri A, Al-Yassin A, Benbelkacem A, Labdi M, Mimoun H and Nachit M (2010) Plant breeding and climate changes. *Journal of Agricultural Science*. 148(6): 627-637.
 15. Chatterton NJ, Hanna WW, Powell JB and Lee DR (1975) Photosynthesis and transpiration of bloom and bloomless Sorghum. *Canadian Journal of Plant Science*. 55: 641-3.
 16. Clarke JM and Richards RA (1988) The effects of glaucousness, epicuticular wax, leaf age, plant height, and growth environment on water loss rates of excised wheat leaves. *Canadian Journal of Plant Science*. 68 (4): 975-982.
 17. David M (2009) Osmotic adjustment capacity and cuticular transpiration in several wheat cultivars cultivated in Algeria. *Romanian Agricultural Research*. 26: 29-33.
 18. Ebercon A, Blum A and Jordan WR (1977) A rapid colorimetric method for epicuticular wax content of sorghum leaves. *Crop Science*. 17(1): 179-180.
 19. Francia E, Tondelli A, Rizza F, Badeck FW, Li Destri Nicosia O, Akar T, Grando S, Al-Yassin A, Benbelkacem A, Thomas WTB, Eeuwijk FV, Romagosa I, Stanca AM and Pecchioni N (2011) Determinants of barley grain yield in a wide range of Mediterranean environments. *Field Crops Research*. 120: 169-178.
 - عملکرد ارقام گندم پاییزه در اصفهان. دانشکده کشاورزی صنعتی اصفهان. اصفهان. پایان نامه کارشناسی ارشد.
 ۵. ممنوعی ا و سیدشریفی ر (۱۳۸۹) بررسی اثر کمبود آب بر شاخص‌های فلورسانس کلروفیل و میزان پرولین در شش ژنوتیپ جو و رابطه آن با دمای آسمان و عملکرد. *زیست‌شناسی گیاهی*. ۲(۵): ۵۱-۶۲.
 ۶. میری ح ر (۱۳۸۹) تأثیر تنش خشکی بعد از گلدهی بر میزان مشارکت ذخایر ساقه در عملکرد دانه ارقام گندم. *تولید گیاهان زراعی*. ۳(۱): ۱-۱۹.
 7. Araus JL, Febrero A and Vendrell P (1991) Epidermal conductance in different parts of durum wheat grown under Mediterranean conditions: the role of epicuticular waxes and stomata. *Plant, Cell and Environment*. 14: 545-58.
 8. Ashraf M (2010) Inducing drought tolerance in plants: recent advances. *Biotechnology Advances*. 28(1): 169-183.
 9. Ashraf MY, Azmi AR, Khan AH and Ala SA (1994) Effect of water stress on total phenols, peroxides activity and chlorophyll content in wheat. *Acta Physiologiae Plantarum*. 16(3): 185-191.
 10. Baik BK and Ullrich SE (2008) Barley for food: characteristics, improvement, and renewed interest. *Journal of Cereal Science*. 48(2): 233-242.
 11. Bannayan M, Sanjani S, Alizadeh A, Lotfabadi SS and Mohamadian A (2010) Association between climate indices, aridity index, and rainfed crop yield in northeast of Iran. *Field Crops Research*. 118: 105-114.
 12. Beattie GA and Marcell LM (2002) Effect of alternations in cuticular wax biosynthesis on the

تغییرات میزان تعرق کوتیکولی، موم و کریستال‌های موم برگ ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی انتهایی

20. González A and Ayerbe L (2010) Effect of terminal water stress on leaf epicuticular wax load, residual transpiration and grain yield in barley. *Euphytica*. 172(3): 341-349.
21. Islam MA, Du H, Ning J, Ye H and Xiong L (2009) Characterization of Glossy1-homologous genes in rice involved in leaf wax accumulation and drought resistance. *Plant Molecular Biology*. 70(4): 443-456.
22. Jeffree CE (2006) The fine structure of the plant cuticle. In: Riederer M and Muller C (eds.). *Biology of the plant cuticle*. Oxford, Blackwell Publishing. Pp. 111-144.
23. Jenks MA and Ashworth EN (1999) Plant epicuticular waxes: function, production, and genetics. *Horticultural Review*. 23: 1-68.
24. Ji X, Shiran B, Wan J, Lewis DC, Jenkins CLD, Condon AG, Richards RA and Dolferus R (2010) Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. *Plant, Cell and Environment*. 33(6): 926-942.
25. Johnson DA, Richards RA and Turner NC (1983) Yield, water relations, gas exchange, and surface reflectance or near- isogenic wheat lines differing in glaucousness. *Crop Science*. 23: 318-325.
26. Jones HG, Serraj R, Loveys BR, Xiong L, Wheaton A and Price AH (2009) Thermal infrared imaging of crop canopies for the remote diagnosis and quantification of plant responses to water stress in the field. *Functional Plant Biology*. 36: 978-989.
27. Jordan WR, Shouse PJ, Blum A, Miller FR and Monk RL (1984) Environmental physiology of sorghum. II. Epicuticular wax load and cuticular transpiration. *Crop Science*. 24(6): 1168-73.
28. Kadioglu A, Terzi R, Saruhan N and Saglam A (2012) Current advances in the investigation of leaf rolling caused by biotic and abiotic stress factors. *Plant Science*. 182: 42-48.
29. Khaliq I, Irshad A and Ahsan M (2008) Awns and flag leaf contribution towards grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research Communications*. 36(1): 65-76.
30. Kim KW, Ahn JJ and Lee JH (2009) Micromorphology of epicuticular wax structures of the garden strawberry leaves by electron microscopy: Syntopism and polymorphism. *Micron*. 40(3): 327-334.
31. Lawlor DW and Tezara W (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*. 103: 543-549.
32. Marengo RA, Antezana-Vera S and Nascimento HCS (2009) Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica*. 47(2): 184-190.
33. Monneveux P and Ribaut JM (2011) Practical measurement of generic drought adaptation-related traits. In: Monneveux P and Ribaut JM (Eds.), *Drought phenotyping in crops: from theory to practice*. CGIAR Generation Challenge Programme, CIMMYT, Texcoco, Mexico. Pp. 451-475.
34. Muller C (2006) Plant-insect interactions on cuticular surfaces. In: Riederer M and Muller C (Eds.), *Biology of the plant cuticle*. Oxford, Blackwell Publishing. Pp. 398-422.
35. Pask AJD, Pietragalla J, Mullan DM and Reynolds MP (2012) *Physiological Breeding II: A Field Guide to Wheat Phenotyping*. CIMMYT, Mexico, 133 p.
36. Passioura JB, Condon AG and Richards RA (1993) Water deficits, the development of leaf area and crop productivity. In: Smith JAC and

- Griffiths H (Eds.), Water deficits, plant responses from cell to community. UK, Bios Scientific Publishers. Pp. 253-264.
37. Rawson HM and Clarke JM (1988) Nocturnal transpiration in wheat. Australian Journal of Plant Physiology. 15: 397-406.
38. Reid DA and Wiebe GA (1968) Taxonomy, botany, classification and world collection. In: Reid DA and Wiebe GA (Eds.), Barley: Origin, botany, culture, winter-hardiness, genetics, utilization, pests. Agriculture Hand book No. 338. Agricultural Research Service. US Department of Agriculture. Washington, DC. Pp. 61-84.
39. Richards RA (1984) Glauconsness in wheat, its effect on yield and related characteristics in dryland environments, and its control by minor genes. Proceedings of the 6th International Wheat Genetics Symposium. Kyoto, Japan. 447-451.
40. Shamsi K (2010) The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars. Journal of Animal and Plant Sciences. 8(3): 1051-1060.
41. Shepherd T and Griffiths DW (2006) The effects of stress on plant cuticular waxes. New Phytologist. 171: 469-499.
42. Thameur A, Ferchichi A and Lopez-Carbonell M (2011) Quantification of free and conjugated abscisic acid in five genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.) under water stress conditions. South African Journal of Botany. 77: 222-228.
43. Zadoks JC, Chang TT and Konzak CF (1974) A Decimal Code for the Growth Stages of Cereals. Weed Research. 14: 415-421.