

تعیین محل کروموزومی ژن های کنترل کننده عملکرد مرتبط با صفات روزنه و برگ پرچم در گندم نان تحت شرایط تنش خشکی و بدون تنش با استفاده از لاین های جایگزین کروموزومی

• رقیه امینیان (نویسنده مسئول)

عضو هیئت علمی دانشگاه آزاد اسلامی نراق و دانشجوی دکتری اصلاح نباتات دانشگاه شهرکرد

• شهرام محمدی

دانشیار دانشگاه شهرکرد

• سعداله هوشمند

استادیار دانشگاه شهرکرد

• محمود خدام باشی

استادیار دانشگاه شهرکرد

تاریخ دریافت: دی ماه ۱۳۸۸ تاریخ پذیرش: دی ماه ۱۳۸۹

تلفن تماس نویسنده مسئول: ۰۹۱۳۱۸۴۶۱۸۸

Email: roghayehaminian@yahoo.com

چکیده

به منظور تعیین محل کروموزومی ژن های کنترل کننده عملکرد گندم در ارتباط با صفات روزنه ای (تعداد و سطح روزنه های روئی و زیری) و ویژگی های برگ پرچم (طول، عرض و سطح)، یک سری کامل لاین های جایگزین شده کروموزومی که در آن ها کروموزوم های گندم رقم تایمستین جایگزین کروموزوم های همولوگ رقم چاینیزاسپرینگ شده بودند، در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی با سه تکرار در دو شرایط معمول و تنش آبی در گلخانه دانشگاه شهرکرد مورد ارزیابی قرار گرفتند. تنش خشکی از مرحله غلاف رفتن شروع شد. در شرایط بدون تنش گیاهان هر ۲-۴ روز یکبار آبیاری گردیدند و در شرایط تنش آبی گیاهان تا مرحله غلاف دهی مشابه شرایط بدون تنش و پس از آن هر ۴-۶ روز یکبار تا پایان رشد آبیاری گردیدند. دوره های آبیاری بر اساس دمای هوا و درجه روز رشد (GDD) دریافت شده مشخص گردید. نتایج نشان داد کروموزوم های A ۳ و B ۷ در شرایط آبی و کروموزوم های A ۷ و B ۷ در شرایط تنش آبی دارای بیشترین ژن های مؤثر بر عملکرد بودند. تفاوت های معنی داری بین لاین ها در صفاتی مثل اندازه برگ پرچم، فراوانی روزنه ها، اندازه روزنه ها و عملکرد مشاهده شد. در شرایط تنش اندازه روزنه و برگ پرچم تاثیر مثبتی ولی غیر معنی دار بر عملکرد داشتند در حالیکه در شرایط بدون تنش همبستگی بین تعداد روزنه ها و عملکرد مثبت اما غیر معنی دار بود. همچنین نتایج نشان داد در شرایط تنش کروموزوم های گروه همولوگ D بیشترین تاثیر را روی اندازه برگ پرچم داشتند و کروموزوم های همولوگ گروه A بیشترین تاثیر را بر روی اندازه روزنه داشتند.

کلمات کلیدی: گندم نان، لاین های جایگزین کروموزومی، عملکرد، ویژگی های روزنه، برگ پرچم و تنش خشکی

Agronomy Journal (Pajouhesh & Sazandegi) No 97 pp: 73-81

Identification of chromosomes carrying genes controlling yield related to stomatal and flag leaf characteristics in wheat under non-stress and drought stress conditions, using chromosomal substitution lines

By: Roghayeh Aminian, Scientific Member of Islamic Azad University, Naragh Branch (Corresponding Author; Tel: +989131846188), Mohammadi Sh. Associate Professor of Shahrekord University, Hoshmad S. Assistant Professor of Shahrekord University, Khodam Bashi M. Assistant Professor of Shahrekord University.

Identification of chromosomes carrying genes controlling yield production in bread wheat which are related to stomatal and flag leaf characteristics under non-stress and drought stress conditions, this experiment was executed using chromosome substitution lines series which chromosomes of Timstein variety were substituted with homologues chromosomes of Chinese Spring. Twenty one substitution lines were examined within a Randomized Complete Block Design with three replications under two irrigated and drought stress conditions in the greenhouse, Shahrekord University. Stress condition was started at booting stage. In non-stress condition plants were irrigated in a period of 2-4 days. In stress condition plants were irrigated like non-stress condition before booting stage and afterwards in a period of 4-6 days. Irrigation periods was done based on air temperature and growth degree day (GDD). The results showed that substitution lines significantly differed for all traits. Mean comparison of lines displayed that, chromosomes 3A, 7B and chromosomes 7A and 7B had the most effective genes expressing yield productivity in irrigated and stress conditions, respectively. Significant differences were found among substitution lines in terms of flag leaf size, stomatal frequency, stomatal size and yield. Positive but not significant correlation were found between stomatal size, flag leaf size and yield in stress condition while positive but not significant correlation were observed between stomatal frequency and yield in irrigated conditions. The results also showed that the chromosomes of D genome had the most effectiveness on flag leaf size in stress condition while chromosomes of A genome appeared with the most effects on the stomatal size.

Key words: Chromosome substitution lines, Stomatal characteristics, Flag leaf, Yield and water stress

مقدمه

می توانند غلظت مواد قندی خود را بالا ببرند که این به نوبه خود سبب جذب آب و آماس سلول ها می گردد. لذا اندازه روزه ها در طول روز تغییر کرده و این باعث می گردد مقدار آب تعرق شده و گاز کربنیک جذب شده تغییر یابد (Ewers و همکاران ۲۰۰۱). مطالعات نشان داده است که بیش از ۹۵ درصد آبی که وارد گیاه می شود از طریق تعرق روزه ای از گیاه خارج می شود (Mackay و همکاران ۲۰۰۳، Jianwu و همکاران ۲۰۰۶). همچنین تعداد روزه ها در واحد سطح و اندازه آن ها نقش بسیار مهمی در تبادلات گازی گیاه دارد (Hetherington و Woodward ۲۰۰۳). اما مشکلی که در بهنژادی برای فراوانی روزه ها وجود دارد این است که روزه ها مدخل اصلی ورود گاز کربنیک به داخل گیاه هستند به طوری که اگر انتخاب در جهت کوچک بودن، کمتر بودن دوره و کمتر باز شدن روزه ها صورت گیرد، علاوه بر کاهش تلفات آب، فتوسنتز و راندمان مصرف آب نیز کاهش می یابد. برخی از محققین از جمله Rasmusson و Gengenbach (۱۹۸۳) معتقدند که فراوانی روزه ها نقش بیشتری در خصوص تلفات آب در مقایسه با ورود گاز کربنیک در گیاه دارد. گیاهان جهت رشد و نمو خود ناچار به جذب کربن می باشند. آن ها معمولاً کربن را به شکل گاز کربنیک و از طریق روزه ها جذب می کنند. وقتی که روزه ها باز هستند، نه تنها گاز کربنیک وارد گیاه می شود بلکه آب نیز از شکاف برگ ها خارج می شود. لذا باز بودن بیشتر روزه ها برای گیاه به منزله یک ریسک

گندم یکی از غلات مهم و استراتژیک در دنیاست. لذا اطلاع از ژنتیک و ژنوم آن ارزش زیادی برای اهداف بهنژادی و ژنتیکی دارد (Khaled Fathy, ۲۰۰۴). عوامل محیطی نامساعد از منابع مهم کاهش عملکرد (حدود ۷۱ درصد) به شمار می روند (Boyer, ۱۹۸۲) و از بین آنها خشکی مهمترین عاملی است که بر روی رشد و نمو گیاهان از طریق تغییر در متابولیسم و بیان ژن ها تأثیر می گذارد (Leopold, ۱۹۹۰). لذا بهبود تولید رقم های گندم در شرایط تنش خشکی یکی از مهمترین اهداف برنامه های اصلاحی در گندم می باشد. علاوه بر صفات مورفولوژیکی که در سازگاری گیاه به تنش های محیطی نقش دارند، صفات فیزیولوژیکی نیز اهمیت حیاتی در بقاء و سازگاری گیاهان به تنش های محیطی داشته و از این رو توجه به معیارهای فیزیولوژیکی به منظور مطالعه میزان تحمل به خشکی یکی از جنبه های مهم اصلاح برای تحمل به خشکی است (Farshadfar و Mohammady, ۲۰۰۵). حفظ و نگهداری سرعت نرمال تبادلات گازی از جمله خصوصیات است که باعث افزایش رشد و عملکرد می شود (Maghsoudi و Maghsoudi Moud, ۲۰۰۸). شکاف روزه ها نقش مهمی را در کنترل تبادلات گازی، تعرق و فتوسنتز ایفا می کنند. سلول های نگهبان روزه ها دارای کلروپلاست بوده و

(Mohammady و Farshadfar, ۲۰۰۵).

در طول دو دهه گذشته مطالعات زیادی در گندم با استفاده از لاین های جایگزین صورت گرفته است که در نهایت منجر به شناسایی کروموزوم هایی شده که در پاسخ به خشکی و دیگر تنش های غیر زنده نقش داشته اند. از این یافته ها در بهبود عملکرد گندم در شرایط تنش استفاده می شود (Kordenaee, ۲۰۰۸).

گندم معمولاً در معرض تنش خشکی در طول دوره رشد قرار می گیرد. لذا یافتن صفات و ژن های موثر بر عملکرد در شرایط تنش کمک زیادی به شناسایی و تولید ارقام متحمل به خشکی می نماید. به این منظور در این مطالعه نقش کروموزوم های گندم نان در کنترل صفت عملکرد و برخی خصوصیات روزه ای با استفاده از لاین های جایگزین شده کروموزومی تحت شرایط نرمال و تنش آب مورد بررسی قرار گرفته است.

مواد و روش ها

مواد ژنتیکی این مطالعه شامل سری کامل لاین های جایگزین شده کروموزومی گندم تایمستین ۳ در زمینه ژنتیکی رقم چاینیز اسپرینگ ۴ بود که در دانشگاه ایباراکی ژاپن توسط واتانابا تولید شده بودند. برای تولید این لاین ها سری کامل مونوزومیک واریته چاینیز اسپرینگ به عنوان والد ماده (گیرنده) با واریته تایمستین به عنوان والد نر (دهنده کروموزوم) تلاقی داده شده است. گیاهان مونوزوم در F1 انتخاب و با مونوزومیک اولیه تلاقی برگشتی داده شد. این تلاقی برگشتی به دفعات تکرار شد تا تمام ۲۰ کروموزوم والد مونوزوم اولیه (چاینیز اسپرینگ) در نتاج بازیافت شوند. در آخرین تلاقی برگشتی (BC1۰) گیاهان مونوزوم خود گشن شده و گیاهان نرمال از میان نتاج آن ها انتخاب شدند. این گیاهان نرمال در واقع لاین های جایگزین کروموزومی هستند که ۲۰ جفت کروموزوم از والد اولیه و یک جفت کروموزوم از والد دهنده دارند.

در این آزمایش ۲۱ لاین جایگزین به همراه دو والد، در یک طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در دو شرایط آبی و تنش خشکی در گلخانه دانشگاه شهرکرد مورد ارزیابی قرار گرفتند. کاشت بذور در فروردین ۱۳۸۷ صورت گرفت و از هر ژنوتیپ سه عدد بذر در گلدان هایی به قطر ۲۰ سانتی متر و عمق ۲۵ سانتی متر به عنوان یک واحد آزمایشی کشت گردید. حداقل و حداکثر دمای گلخانه به ترتیب ۱۵ و ۳۵ درجه سانتیگراد و میزان رطوبت و نور در حد نرمال بود و هر گلدان با ترکیب مساوی از خاک مزرعه، ماسه و خاک برگ پر شدند. در شرایط آبی با مرطوب نگه داشتن سطح خاک گلدان، گیاهان تا پایان رشد بصورت نرمال آبیاری شدند. شرایط تنش آب از مرحله غلاف رفتن مطابق با مرحله ۴۰ زادکس (Zadoks) و همکاران (۱۹۷۴) شروع شد. از آنجائیکه لاین های مختلف در زمان های متفاوت به مرحله غلاف رفتن رسیدند، زمان اعمال تنش برای هر لاین به صورت مستقل و جداگانه صورت گرفت. در شرایط بدون تنش گلدان ها هر ۲-۴ روز یکبار براساس دمای هوا و درجه روز رشد دریافت شده آبیاری گردیدند و در شرایط تنش آبی گلدان ها تا مرحله غلاف دهی مشابه شرایط بدون تنش و پس از آن هر ۴-۶ روز یک بار تا پایان رشد آبیاری گردیدند.

در این مطالعه، عملکرد دانه در بوته، طول، عرض، مساحت برگ

است چون از طرفی تثبیت بیشتر کربن را باعث شده و رشد و نمو بیشتر می گردد و از طرفی هم باعث از دست دادن آب گیاه می شود (Cowan, ۱۹۸۶). گیاه برای اینکه حداکثر استفاده را از باز بودن روزه ها ببرد باید طوری عمل کند که نسبت کربن گیری به تعرق آب یکسان باشد (Condon و همکاران ۲۰۰۴). در هر حال ارقام متفاوت گیاهی توانایی تبدلات گازی متفاوتی دارند بخاطر اینکه تعداد روزه متفاوتی در واحد سطح برگ دارند و نیز اندازه متفاوتی دارند (Farquhar و همکاران ۲۰۰۲). تفاوت های معنی داری بین گونه های گیاهی در عکس العمل روزه هایشان نسبت به تغییرات محیطی دیده شده است (Raschke, ۱۹۷۵). در چند دهه گذشته محققان زیادی سعی نموده اند که همبستگی تعداد و اندازه روزه ها را با عملکرد دانه بدست آورند (Khazaei و همکاران ۲۰۰۹؛ Aryavand و همکاران ۲۰۰۳؛ Mohammady, ۲۰۰۲؛ Ciha و Brown, ۱۹۷۵؛ Teare و همکاران ۱۹۷۱). در آزمایشی که توسط محمدی (۲۰۰۲) بر روی دو رقم گندم نان انجام شد در رقم فالچیتو ۱ (رقم متحمل) در مقایسه با رقم اکسلی ۲ (حساس به خشکی) فراوانی روزه بیشتر و اندازه آن کمتر بود. Khazaei و همکاران (۲۰۰۹) و Aryavand و همکاران (۲۰۰۳) نیز بین فراوانی روزه و کوچک بودن روزه همبستگی منفی را پیدا نمودند. Zhang و همکاران (۲۰۰۷) گزارش نمودند که بین فراوانی روزه و کارایی مصرف آب به لحاظ تاثیر بر هدایت روزه ای ارتباط نزدیکی وجود دارد. این ارتباط توسط محققین دیگر نیز گزارش شده است (Khazaei و همکاران ۲۰۰۹؛ Li و همکاران ۲۰۰۷). در آزمایشی هم که توسط Shimshi و Ephrat (۱۹۷۵) انجام شد رقم های گندمی که شکاف روزه ای وسیع تری داشتند بدون اینکه مصرف آب بیشتری داشته باشند عملکرد بالاتری تولید کردند. Koy و همکاران (۱۹۷۲) نیز گزارش نمودند که کاهش ۲۵ درصدی در فراوانی روزه ها منجر به کاهش ۲۴ درصدی سرعت تعرق می شود. Gaskell و Pearce (۱۹۸۳) نیز بیان نمودند هیبریدهای ذرتی که سرعت تبدلات گاز کربنیک در آن ها بیشتر بود فراوانی روزه بیشتری نسبت به هیبریدهای با سرعت تبادل گاز کربنیک پایین داشتند. همچنین آن ها گزارش نمودند که تراکم روزه با عملکرد دانه و اندازه روزه همبستگی منفی دارد. Kharazian و همکاران (۲۰۰۷) نیز بیان نمودند که همبستگی مثبتی بین مساحت روزه ها در سطح بالا و زیرین برگ وجود دارد و تراکم روزه در سطح رویی برگ نسبت به سطح زیرین آن بیشتر است. با توجه به مطالعات فوق و نقش تثبیت شده روزه ها در تبدلات گازی و آبی به ویژه در شرایط تنش آب، بررسی این خصوصیات در سطح ژنوم گندم اهمیت خاصی دارد. کاری که تا کنون در منابع علمی گزارش نشده است. برای بررسی نقش کروموزوم ها (ژنوم های گندم) عمدتاً از لاین های جایگزین کروموزومی استفاده می شود (Mohammady و Farshadfar, ۲۰۰۵).

لاین های جایگزین شده کروموزومی منابع ژنتیکی مؤثری برای مطالعه نقش کروموزوم ها در کنترل صفات کمی مثل عملکرد و صفات مرتبط با تحمل تنش کمبود آب هستند. با استفاده از این لاین ها امکان کشت جوامع یکنواختی که همگی دارای زمینه ژنتیکی مشابه بوده و هر کدام فقط از نظر یک کروموزوم با هم تفاوت داشته باشند، فراهم می شود

لایین های $7A$ و $7B$ باعث افزایش معنی دار عملکرد دانه نسبت به والدگیرنده CS شدند. لذا این کروموزوم ها احتمالاً حاوی ژن های موثر بر عملکرد دانه می باشند. لازم به ذکر است که در شرایط بدون تنش کمترین عملکرد متعلق به لاین $4D$ و والد دهنده تایمستین (Tim) بود و در شرایط تنش لاین های $1A, 4A, 2D, 4D, D, 3D, 5D$ و $6D$ در مقایسه با سایر لاین ها عملکرد کمتری داشتند. با توجه به این که لاین $4D$ هم در شرایط تنش و هم در شرایط بدون تنش در مقایسه با سایر لاین ها کمترین عملکرد را داشت، احتمالاً کروموزوم $4D$ رقم Tim دارای ژن های کاهش دهنده عملکرد بوده و سبب کاهش عملکرد دانه رقم چاینیز اسپرینگ (CS) شده است. همچنین نتایج نشان داد که جایگزینی کروموزوم های گروه های همیولوگ A و B رقم Tim (والد دهنده کروموزوم) در رقم CS سبب افزایش عملکرد در رقم CS و جایگزینی کروموزوم های ژنوم D رقم Tim در رقم CS سبب کاهش عملکرد رقم CS مخصوصاً در شرایط تنش شد. در آزمایشی که توسط $Quarrie$ و همکاران (2006) بر روی 95 گندم دابل هاپلوئید انجام شد، مشخص گردید مکان های عمده ژن های کمی عملکرد بر روی کروموزوم های $7AL$ و $7BL$ قرار گرفته است. $Kordenaeez$ (2008) نیز گزارش نمود کروموزوم $7A$ گندم دارای QTL هایی برای عملکرد در شرایط تنش و کروموزوم $7B$ دارای QTL هایی برای عملکرد در شرایط بدون تنش می باشد. آن ها همچنین کروموزوم $D4$ را حاوی ناحیه غنی از QTL هایی که در شرایط تنش مشخص می شوند، دانستند. نتایج این آزمایش به درستی با یافته های این محققین تطبیق می نماید.

برگ پرچم

نتایج مقایسه میانگین اندازه برگ پرچم لاین های جایگزین و والد گیرنده نشان داد که کروموزوم های $2B$ و $7D$ در شرایط بدون تنش و کروموزوم های $2B, 3B, 6B, 4D, 5D, 6D$ و $7D$ در شرایط تنش سبب کاهش اندازه برگ پرچم (طول، عرض یا مساحت) شدند. هر چند که همبستگی معنی داری بین عملکرد و سطح برگ پرچم مشاهده نشد (جدول ۴) اما با توجه به این که در شرایط تنش همه این لاین ها بجز لاین های $3B$ و $6B$ عملکردی کمتر از رقم CS داشتند می توان گفت در شرایط تنش با کاهش اندازه برگ پرچم، به دلیل کاهش سطح فتوسنتز کننده برگ پرچم که نزدیک ترین برگ به سنبله و از عوامل موثر بر عملکرد می باشد، عملکرد کاهش یافته است. هر چند اعتقاد بر این است که در شرایط تنش خشکی سطح برگ کوچکتر و در نتیجه تعرق کمتر باعث پایداری عملکرد می گردد، اما ارتباط مستقیم سطح برگ با عملکرد دانه در این آزمایش احتمالاً به دلیل شرایط آزمایش (گلخانه) بوده است. در آزمایشی که توسط Yue و همکاران (2006) بر روی چند رقم برنج صورت گرفت، نیز مشخص گردید افزایش سطح برگ پرچم باعث افزایش عملکرد دانه می گردد. همچنین کروموزوم های همیولوگ گروه D نسبت به دو گروه دیگر (ژنوم های A و B) بیشترین تاثیر را روی اندازه برگ پرچم در شرایط تنش داشتند.

خصوصیات روزنه ای

در شرایط تنش لاین های $5A, 3B, 1B, 2D, 3D, 2D$ و $6D$

پرچم و برخی خصوصیات روزنه ای تحت شرایط نرمال و تنش آب اندازه گیری شدند. خصوصیات روزنه ای مورد بررسی شامل فراوانی و مساحت روزنه ها در سطوح فوقانی و تحتانی برگ پرچم پنجه اصلی بودند، که برای انجام این کار از روش نسخه برداری ($Wang$ و $Clarke, 1993$) استفاده شد. در این روش از خمیر اسپیدکس و خمیر فعال کننده آن استفاده شد. پس از مخلوط کردن دو خمیر با یکدیگر، با استفاده از یک قاشق مقداری از خمیر حاصل روی سطوح فوقانی و تحتانی قسمت میانی برگ پرچم مالیده شد و بعد از خشک شدن خمیر از سطح برگ جدا و برای انجام بررسی های میکروسکوپی به آزمایشگاه منتقل شدند. نقش بجا مانده بر روی خمیر خشک از وضعیت روزنه ها یک حالت واژگون دارد. بنابراین برای به حالت مستقیم درآوردن وضعیت روزنه ها در آزمایشگاه یک لایه از لاک شفاف ناخن بر روی نسخه ای که توسط ماده اسپیدکس از روزنه تهیه شده بود کشیده شد و پس از خشک شدن، لایه به وسیله یک پنس نازک جدا گردیده و برای آزمایشات میکروسکوپی مورد استفاده قرار گرفت. برای بررسی صفات مورد نظر از میکروسکوپ نوری مدل $Olympus$ استفاده گردید. در این بررسی به علت وضوح بیشتر با بزرگنمایی $160\times$ ، صفات مورد بررسی قرار گرفت.

($40\times$) شماره عدسی شیئی $(4\times)$ شماره عدسی چشمی = ($160\times$) بزرگنمایی در مطالعه میکروسکوپی به منظور بررسی خصوصیات روزنه ها 10 میدان دید به طور تصادفی تعیین شد و سپس در هر میدان دید تعداد روزنه ها به دقت شمارش گردید. همچنین در هر میدان دید 10 روزنه به طور تصادفی انتخاب و طول و عرض آن ها با استفاده از لنز مدرج اندازه گیری شد. برای تبدیل واحد اندازه گیری به میلی متر از اسلاید استاندارد استفاده شد. میانگین مساحت روزنه ها با در نظر گرفتن شکل اغلب روزنه ها که تقریباً به صورت مستطیلی بودند از حاصل ضرب طول در عرض روزنه ها محاسبه گردید. طول و عرض برگ پرچم، در مرحله گل دهی با خط کش اندازه گیری شدند و سطح برگ پرچم از حاصل ضرب طول در عرض در عدد 0.7 بدست آمد. عملکرد دانه هم بر اساس وزن کل دانه های هر بوته محاسبه شد. تجزیه و تحلیل داده ها با استفاده از نرم افزار SAS نسخه 9.2 صورت گرفت. تجزیه واریانس به روش GLM (جداول آورده نشده است)، تجزیه همبستگی برای مشخص نمودن روابط بین صفات به روش $CORR$ و مقایسه میانگین ها به روش حداقل تفاوت های معنی دار در سطح 5 درصد صورت گرفت.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس (داده ها آورده نشده است) و مقایسه میانگین صفات مورد مطالعه نشان داد که لاین های جایگزین مورد بررسی از نظر صفات مورد مطالعه، اختلاف معنی دار داشتند که مبین وجود تنوع ژنتیکی در بین محل های کروموزومی والد دهنده از نظر صفات مورد نظر می باشد. نتایج حاصل از مقایسه میانگین صفات مورد بررسی در لاین های جایگزین و والد گیرنده آن ها به شرح زیر می باشد (جداول ۱، ۲، و ۳).

عملکرد دانه در بوته

در شرایط بدون تنش لاین های $3A$ و $7B$ و در شرایط تنش

وجود یک رابطه چیران کننده می باشد. به صورتی که در یک رقم سطح کل روزنه ها تقریباً یکسان می باشد (Miskin و همکاران ۱۹۷۲). بنابراین تعداد روزنه کمتر با شکاف روزنه ای وسیع تر و فراوانی بیشتر روزنه با کاهش شکاف روزنه جبران می گردد. بنابراین می توان از این نتایج با لحاظ کردن شرایط اقلیمی منطقه و ژنوتیپ های مورد مطالعه در امور به نژادی استفاده کرد.

پاورقی ها

- 1-Falchetto
- 2-Oxley
- 3-Timstein
- 4-Chinese Spring

منابع مورد استفاده

- 1- Aryavand, A., Ehdaie, B., Tran, B., Waines, J. G. (2003) Stomatal frequency and size differentiate ploidy levels in *Aegilops neglecta*. *Genet Resour Crop Evol*, 50:175-182.
- 2- Boyer, J. S. (1982) Plant productivity and environment. *Science*, 218: 443-448.
- 3- Ciha, A. J., and Brown, W. A. (1975) Stomatal size and frequency in soybean. *Crop Sci*. 15:309-313.
- 4- Condon, A. G., Richards, R. A., Rebetzek, G. J., and Farquhar, G. D. (2004) Breeding for high water use efficiency. *J. Exp. Bot*. 55: 2447-2460.
- 5- Cowan, I. R. (1986) *Economics of carbon fixation in higher plants*, In: Givnish, T. J., (ed) On the economy of plant form and function, Cambridge university press, Cambridge, UK, pp. 133-170.
- 6- Ewers, B. E., Oren, R., Johnsen, K. H., and Landsberg, J. J. (2001) Estimating maximum mean canopy stomatal conductance for use in models. *Can. J. For. Res*. 31: 198-207.
- 7- Farquhar, G. D., Buckley, T. N., and Miller, J. M. (2002) Optimal stomatal control in relation to leaf area and nitrogen content. *Silva Fennica*. 36(3): 625-637.
- 8- Farshadfar, E., Mohammady, R. (2005) Genetic control analyze of drought tolerance in Chynne cultivar using substitution lines. *Nahal and bazr*, 21(1): 93-108.
- 9- Gaskell, M.L., and Pearce, R.B. (1983) Stomatal frequency and stomatal resistance of maize hybrids differing in photosynthetic capability. *Crop Sci*. 23: 176-177.
- 10- Hetherington, A. M., and Woodward, F. I. (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental Change, *Nature*. 242: 901-908.
- 11- Jianwu, T., Paul, V. B., Brent, E. E., Ankur, R. D., and Kenneth, J. D. (2006) Sap flux-upscaled canopy transpiration,

با والد گیرنده چاینیز اسپرینگ اختلاف معنی دار داشته و سبب کاهش تعداد روزنه در سطح بالایی و زیرین برگ پرچم شدند و لاین های A₁، A₂، A₃، A₄، A₆، A₇، B₂، B₃، B₄، D₁ و D₂ از نظر مساحت روزنه در سطح بالایی و زیرین برگ پرچم در شرایط تنش با والدگیرنده خود اختلاف معنی دار داشتند و احتمالاً این کروموزوم ها دارای ژن های موثر بر اندازه روزنه در شرایط تنش می باشند. همچنین والد گیرنده CS و والد دهنده Tim از نظر صفات تعداد و اندازه روزنه با یکدیگر اختلاف معنی دار داشتند. لذا می توان در زمینه مطالعات ژنتیکی و انتخاب برای این صفات از آن ها استفاده نمود. همچنین کروموزوم های همیولوگ گروه A نسبت به دو ژنوم B و D تاثیر بیشتری روی مساحت روزنه در سطح روئی و زیری داشتند.

ماتریس ضرائب همبستگی

نتایج حاصل از ماتریس ضرائب همبستگی بین عملکرد، اندازه برگ پرچم و اندازه و تعداد روزنه نشان داد که در شرایط تنش بین عملکرد و عرض برگ پرچم همبستگی مثبت و معنی داری وجود دارد و در شرایط بدون تنش بین عملکرد و طول پرچم همبستگی معنی دار اما منفی وجود دارد (جدول ۴). همچنین رابطه عملکرد با تمام صفات مورد بررسی در شرایط تنش و بدون تنش از نظر علامتی عکس یکدیگر بود. در شرایط بدون تنش اندازه کوچک برگ پرچم، تعداد روزنه بیشتر و مساحت روزنه کمتر در افزایش عملکرد موثر بود در حالیکه در شرایط تنش سطح بیشتر برگ پرچم، تعداد روزنه کمتر و مساحت روزنه بیشتر سبب افزایش عملکرد گردید. هر چند که ارتباط این صفات با عملکرد از نظر آماری معنی دار نبود. در آزمایشی هم که توسط مقصودی و مقصودی مود (۲۰۰۸) بر روی تعدادی گندم مقاوم به خشکی صورت گرفت همبستگی بین خصوصیات روزنه ای با عملکرد و مقدار تعرق بسیار ضعیف بود و مقدار تعرق همبستگی ضعیفی با اندازه روزنه داشت. همچنین همبستگی عملکرد با تعداد روزنه نیز ضعیف بود. Gaskell و Pearce (۱۹۸۳) نیز گزارش نمودند که تراکم روزنه با اندازه روزنه و عملکرد دانه همبستگی منفی داشت. Koy و همکاران (۱۹۷۲) نیز بیان داشتند که در جو فراوانی روزنه بر سرعت فتوسنتز اثری نداشت. با توجه به نتایج حاصل در این تحقیق، می توان گفت هر چند در این آزمایش همبستگی معنی داری بین عملکرد دانه در بوته و فراوانی و اندازه روزنه چه در شرایط تنش و چه در شرایط بدون تنش وجود نداشت اما گزارشات قبلی نشان می دهد که در شرایط بدون تنش به دلیل عدم محدودیت منابع آبی تعداد بیشتر روزنه و در شرایط تنش تعداد کمتر روزنه جهت انجام تبادلات گازی و افزایش عملکرد موثر است (Shimshi و Ephrat، ۱۹۷۵، Wang و Clarke، ۱۹۹۳؛ Mohammady، ۲۰۰۲). در شرایط تنش چون تعداد روزنه ها نسبت به شرایط آبی کمتر شده برای جذب اپتیمم مقدار گاز کربنیک لازم است که اندازه روزنه ها بزرگ تر شوند لذا به نظر می رسد اندازه بزرگ تر روزنه ها در ژنوتیپ های مورد مطالعه باعث عملکرد دانه بیشتر شده است. در آزمایشات قبلی نیز یک رابطه منفی و معنی داری بین فراوانی و اندازه روزنه گزارش گردیده است (Mohammady، ۲۰۰۲؛ Aryavand و همکاران، ۲۰۰۳؛ Khazaei و همکاران ۲۰۰۹) همبستگی منفی بین این دو صفت احتمالاً به دلیل

- J. Agric. & Environ. Sci.*, 3 (6): 865-872.
- 21- Miskin K.E, Rasmusson DC, Moss, DN (1972) Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley. *Crop Sci* 12: 780-783.
- 22- Mohammady S (2002) *Inheritance of tolerance to water stress in wheat (Triticum aestivum)* Ph.D. Thesis. University of Newcastle, UK
- 23- Quarrie, S. A., Pekic Quarrie, S., Radosevic, R., Rancic, D., Kaminska, A., Barnes, J. D., Leverington, M., Ceoloni, C., and Dodig, D. (2006) Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: from the QTL to candidate genes. *J. Exp. Bot.* 57 (11): 2627–2637.
- 24- Raschke, K. (1975) Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 26: 309-340.
- 25- Rasmusson, D. C., and Gengenbach, B. G. (1983) *Breeding for physiological traits*. In: Crop Breeding, Wood, D. R., (ed) American Society of Agronomy Crop Science, Madison, Wisconsin, USA.
26. Shimshi, D., and Ephrat, J. (1975) Stomatal behavior of wheat cultivars in relation to their transpiration, *photosynthesis and yield. Agron. J.*, 67: 326-331.
- 27-Teare, I. D., Peterson, C. J., and Law, A.G. (1971) Size and frequency of leaf stomata in cultivars of *Triticum aestivum* and other *Triticum* species. *Crop Sci.* 11: 496-498
- 28-Wang, H., and Clarke, J. M. (1993) Genotypic, intra plant and environmental varying in stomatal frequency and size in wheat, *Canadian Journal of Plant Science.* 73: 671-678.
- 29-Yue, B., Xue, W. Y., Luo, L. J., Xing, Y. Z. (2006) QTL analysis for flag leaf characteristics and their relationships with yield and yield traits in rice. *Acta Genetica*, 33 (9): 824–832
- 30- Zadoks, J. C., Change, T. T., and Knozak, C. F. (1974) A decimal code for growth stages of cereals. *Weed Research*, 14: 415–421.
- 31- Zhang, Z. B, Shao, H. B, Xu, P., Chu, L., Lu, Z., Tian, J. (2007) *On evolution and perspectives of bio-water saving*. *Colloids Surf B Biointerfaces* 55:1–9
- stomatal conductance and water use efficiency in an old growth forest the GreatLakes region of the United States. *J. Geophys. Res.* Vol. 111.
- 12- Khaled Fathy, M. (2004) *The inheritance and molecular mapping of genes for post-anthesis drought tolerance in wheat*. Electronic Ph. D document.
- 13- Kharazian, N. (2007) The taxonomy and variation of leaf anatomical characters in the genus *Aegilops* L. (Poaceae) in Iran. *Turk J Bot* 31:1–9.
- 14- Khazaei, H., Monneveux, P., Shao, H., Mohammady, S. (2009) Variation for stomatal characteristics and water use efficiency among diploid, tetraploid and hexaploid Iranian wheat landraces. *Genet Resour Crop Evol.* DOI 10.1007/s10722-009-9471-x
- 15- Kordenaeej, A. (2008) *Mapping QTLs for yield and yield components under drought stress in bread wheat*. Dissertation for a doctorate degree, University of Natural Resources and Applied Life Sciences (BOKU), Vienna, Austria, pp 97.
- 16- Koy, E.M., Donald, C.R., and Dale, N.M. (1972) Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley. *Crop Sci.*, 12: 780-783.
- 17- Leopold, A. C. (1990) *Coping with desiccation*. In: Stress response in plants: adaptation and acclimation mechanisms. pp. 37–56. Alscher, R. G, and Cumming, J. R. (Eds). New York: Wiley-Liss.
- 18- Li, M., Wang, C., Song, J., Chi, Y., Wang, X., and Wu, Y. (2008) Evolutional trends of leaf stomatal and photosynthetic characteristics in wheat evolutions. *Agricultural Sciences*,
- 19- Mackay, D. S., Ahl, D. E., Ewers, B. E., Samanta, S., Gower, S.T., and Burrows, S.N. (2003) Physiological tradeoffs in the parameterization of a model of canopy transpiration. *Advances in Water Res.* 26: 179-194.
- 20- Maghsoudi, K., and Maghsoudi moud, A. (2008) Analysis of the Effects of Stomatal Frequency and Size on Transpiration and Yield of Wheat (*Triticum aestivum* L.). *American-Eurasian*

جدول ۱- مقایسه میانگین عملکرد دانه و اندازه برگ پرچم در لاین های جایگزین با والد گیرنده چاینیز اسپرینگ در شرایط تنش و بدون تنش

لاین جایگزین	عملکرد دانه در بوته (gT)		عرض برگ پرچم (cm)		طول برگ پرچم (cm)		سطح برگ پرچم (cm ²)	
	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش
والد گیرنده (CS)	۰/۴۳	۱/۱۴	۱/۰۵	۱/۰	۱۹/۵۰	۱۶/۱۵	۱۹/۵۰	۱۶/۱۵
۱A	۰/۲۸	۰/۸۶	۰/۸۴	۱/۰۴	۲۰/۷۱	۱۹/۹۸	۲۰/۷۱	۱۹/۹۸
۱B	۰/۴۲	۰/۷۴	۰/۸۶	۱/۰۷	۱۶/۷۴	۱۶/۴۳	۱۶/۷۴	۱۶/۴۳
۱D	۰/۴۳	۰/۹۰	۰/۹۱	۰/۹۴	۱۶/۹۲	۱۵/۲۶	۱۶/۹۲	۱۵/۲۶
۲A	۰/۵۰	۰/۹۷	۱/۱۳	۱/۰۷	۲۱/۲۷	۱۹/۳۷	۲۱/۲۷	۱۹/۳۷
۲B	۰/۳۹	۱/۵۱	۰/۸۰ *	۰/۷۹ *	۱۶/۵۷	۱۳/۶۱	۱۶/۵۷	۱۳/۶۱
۲D	۰/۶۵	۰/۸۷	۰/۸۷	۰/۹۵	۱۷/۲۲	۱۶/۷۷	۱۷/۲۲	۱۶/۷۷
۳A	۰/۳۶	۲/۱۰ *	۰/۹۷	۱/۰۶	۱۷/۴۹	۱۷/۲۴	۱۷/۴۹	۱۷/۲۴
۳B	۰/۸۷	۱/۰۲	۱/۰۱	۰/۹۱	۱۳/۱۳ *	۱۴/۹۲	۱۳/۱۳ *	۱۴/۹۲
۳D	۰/۲۹	۱/۷۹	۰/۹۴	۰/۹۴	۱۵/۰۴	۱۴/۸۷	۱۵/۰۴	۱۴/۸۷
۴A	۰/۳۰	۰/۸۱	۱/۰۳	۱/۰۶	۲۲/۱۱	۲۰/۳۶	۲۲/۱۱	۲۰/۳۶
۴B	۰/۵۰	۰/۷۲	۱/۱۱	۰/۸۲	۲۱/۷۸	۱۱/۵۷	۲۱/۷۸	۱۱/۵۷
۴D	۰/۲۳	۰/۴۴	۰/۸۲ *	۰/۹۸	۱۳/۲۳ *	۱۵/۹۰	۱۳/۲۳ *	۱۵/۹۰
۵A	۰/۸۲	۱/۰۱	۰/۸۸	۱/۱۱	۱۵/۹۱	۱۸/۰۴	۱۵/۹۱	۱۸/۰۴
۵B	۰/۶۱	۱/۳۸	۰/۹۱	۱/۱۷	۱۸/۸۲	۱۹/۲۳	۱۸/۸۲	۱۹/۲۳
۵D	۰/۲۳	۰/۸۵	۰/۸۱ *	۰/۸۳	۱۲/۹۳ *	۱۳/۶۲	۱۲/۹۳ *	۱۳/۶۲
۶A	۰/۹۷	۰/۹۵	۱/۰۶	۱/۰۵	۲۱/۵۵	۱۸/۰۳	۲۱/۵۵	۱۸/۰۳
۶B	۰/۶۴	۱/۸۰	۱/۰۶	۱/۰۲	۱۳/۱۶ *	۱۲/۰۰	۱۳/۱۶ *	۱۲/۰۰
۶D	۰/۲۸	۱/۲۵	۰/۷۸ *	۰/۹۱	۱۲/۱۴ *	۱۲/۳۶	۱۲/۱۴ *	۱۲/۳۶
۷A	۱/۱۵ *	۱/۴۱	۱/۰۱	۱/۱۵	۱۷/۹۷	۱۷/۴۳	۱۷/۹۷	۱۷/۴۳
۷B	۱/۱۳ *	۱/۹۳ *	۱/۰۹	۰/۸۸	۱۵/۷۵	۱۲/۷۷	۱۵/۷۵	۱۲/۷۷
۷D	۰/۴۲	۱/۲۶	۰/۸۳ *	۰/۸۷	۱۲/۱۴ *	۱۰/۷۱ *	۱۲/۱۴ *	۱۰/۷۱ *
LSD %۵	۰/۷	۰/۷۵	۰/۲۱	۰/۲۱	۵/۴۸	۵/۱۵	۵/۴۸	۵/۱۵

* معنی دار در سطح ۵ درصد

جدول ۲- مقایسه میانگین صفات روزنه ای در لاین های جایگزین با والد گیرنده چابیزاسپرینگ در شرایط تنش وبدون تنش

لاین جایگزین	تعداد روزنه در یک میلی متر از سطح بالایی برگ		تعداد روزنه در یک میلی متر از سطح زیرین برگ		مساحت روزنه در سطح بالایی برگ (μm^2)		مساحت روزنه در سطح زیرین برگ (μm^2)	
	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش
والد گیرنده (CS)	۹۴/۴۴	۹۰/۴۴	۴۷/۱۱	۵۳/۷۸	۱۲/۳۱	۱۲/۳۷	۱۰/۸۷	۱۲/۰۲
۱A	۸۱/۵۶	۷۵/۵۶	۳۹/۷۸	۴۳/۱۱	۱۷/۷۱ *	۱۵/۲۸	۱۵/۰۴ *	۱۵/۰۸ *
۱B	۹۴/۲۲	۷۴/۲۲	۸۹/۳۳ *	۵۵/۳۳	۱۳/۶۴	۱۴/۹۹	۱۲/۳۶	۱۱/۹۹
۱D	۶۷/۳۳ *	۷۸/۸۹	۳۵/۳۳	۴۵/۵۶	۱۶/۰۸ *	۱۴/۲۰	۱۱/۷۳	۱۲/۷۰
۲A	۷۶/۰۰	۷۳/۳۳	۴۸/۴۴	۴۷/۷۸	۱۵/۳۹ *	۱۲/۶۸	۱۱/۶۳	۱۳/۷۳
۲B	۶۸/۶۷ *	۸۷/۷۸	۴۵/۳۳	۴۸/۰۰	۱۴/۱۳	۱۲/۷۲	۱۵/۵۷ *	۱۴/۵۹
۲D	۶۲/۲۲ *	۶۹/۷۸ *	۳۹/۱۱	۳۸/۶۷	۱۳/۱۰	۱۳/۶۷	۱۴/۵۲ *	۱۳/۸۱
۳A	۷۸/۶۷	۶۶/۰۰ *	۴۰/۴۴	۴۰/۶۷	۱۵/۴۶ *	۱۲/۸۱	۱۱/۱۰	۱۳/۶۵
۳B	۶۸/۲۲ *	۷۴/۰۰	۳۸/۴۴	۴۸/۸۹	۱۷/۹۲ *	۱۵/۱۹	۱۵/۵۳ *	۱۶/۴۲ *
۳D	۶۴/۸۹ *	۸۱/۵۶	۳۱/۵۶	۳۶/۲۲ *	۱۴/۰۴	۱۳/۰۴	۱۲/۱۲	۱۲/۲۲
۴A	۸۸/۲۲	۷۱/۷۸	۳۸/۲۲	۳۶/۲۲ *	۱۳/۹۷	۱۴/۳۰	۱۴/۴۹ *	۱۴/۵۷
۴B	۹۰/۰۰	۷۷/۱۱	۵۲/۲۲	۴۷/۷۸	۱۳/۳۲	۱۴/۷۹	۱۳/۹۱	۱۱/۴۶
۴D	۱۰۳/۵۶	۸۷/۵۶	۵۴/۰۰	۴۸/۶۷	۱۰/۰۶	۱۳/۲۷	۱۰/۷۷	۱۴/۱۶
۵A	۶۰/۰۰ *	۸۸/۲۲	۳۹/۵۶	۴۷/۳۳	۱۲/۶۲	۱۶/۵۰ *	۱۳/۵۰	۱۱/۸۲
۵B	۷۷/۷۸	۹۱/۵۶	۴۵/۳۳	۳۷/۵۶ *	۱۴/۸۵	۱۲/۰۰	۱۱/۲۳	۱۰/۹۹
۵D	۹۵/۵۶	۷۲/۴۴	۴۸/۰۰	۳۹/۱۱	۱۱/۱۶	۱۱/۹۳	۱۱/۰۰	۱۱/۶۰
۶A	۷۷/۱۱	۹۳/۱۱	۴۱/۵۶	۴۵/۱۱	۱۶/۳۳ *	۱۴/۹۴	۱۲/۲۹	۱۳/۴۱
۶B	۷۷/۱۱	۹۴/۸۹	۴۱/۷۸	۵۸/۸۹	۱۲/۵۱	۱۱/۹۳	۱۳/۵۰	۱۱/۰۳
۶D	۴۱/۷۸ *	۸۰/۴۴	۳۵/۵۶	۴۱/۷۸	۱۴/۲۲	۱۴/۰۴	۱۳/۰۴	۱۲/۷۱
۷A	۸۶/۶۷	۷۵/۵۶	۴۹/۷۸	۴۳/۳۳	۱۲/۷۰	۱۵/۸۳ *	۱۵/۲۳ *	۱۳/۱۱
۷B	۷۶/۲۲	۸۳/۳۳	۳۸/۸۹	۴۶/۰۰	۱۲/۴۹	۱۳/۱۱	۱۲/۶۹	۱۲/۶۶
۷D	۸۰/۸۹	۸۴/۰۰	۴۸/۰۰	۳۸/۴۴	۱۴/۹۶	۱۳/۰۳	۱۳/۶۶	۱۳/۰۰
LSD %۵	۲۲/۴۱	۱۹/۳۲	۱۶/۲۳	۱۵/۴۲	۲/۹۹	۳/۴۲	۳/۵۷	۲/۶۷

* معنی دار در سطح ۵ درصد

جدول ۳ - کروموزوم های موثر بر صفات مورد بررسی در شرایط تنش و بدون تنش

صفات	کروموزوم های موثر در محیط بدون تنش	کروموزوم های موثر در محیط تنش
عملکرد دانه در بوته	۳A و ۷ B	۷B و ۷A
عرض برگ پرچم	۲B	۷D و ۶D، ۵D، ۴D، ۲B
طول برگ پرچم	۷D	۷D و ۶D، ۶B، ۵D، ۴D، ۳B
سطح برگ پرچم	-----	۷D و ۶D، ۵D، ۴D
تعداد روزنه در سطح بالایی برگ پرچم	۳ A و ۲D	۶D و ۵A، ۳D، ۳B، ۲D، ۲B، ۱D
تعداد روزنه در سطح زیرین برگ پرچم	۵B و ۴A، ۳D	۱B
مساحت روزنه در سطح بالایی برگ پرچم	۷A و ۵A	۶A و ۳B، ۳A، ۲A، ۱D، ۱A
مساحت روزنه در سطح زیرین برگ پرچم	۳B و ۱A	۷A، ۴A، ۳B، ۲D، ۲B، ۱A

جدول ۴ - ماتریس ضرائب همبستگی بین عملکرد دانه و سایر صفات

صفات	عملکرد در شرایط بدون تنش	عملکرد در شرایط تنش
عرض برگ پرچم	-۰/۰۲۲ ^{ns}	۰/۳۰۱°
طول برگ پرچم	-۰/۲۴۲°	۰/۰۱۶ ^{ns}
سطح برگ پرچم	-۰/۱۶۶ ^{ns}	۰/۱۳۰ ^{ns}
تعداد روزنه سطح بالایی برگ پرچم	۰/۲۲۶ ^{ns}	-۰/۰۴۲ ^{ns}
تعداد روزنه سطح زیرین برگ پرچم	۰/۰۵۰ ^{ns}	-۰/۰۱۴ ^{ns}
مساحت روزنه سطح بالایی برگ پرچم	-۰/۰۷۲ ^{ns}	۰/۲۲۷ ^{ns}
مساحت روزنه سطح زیرین برگ پرچم	-۰/۰۱۳ ^{ns}	۰/۱۷۰ ^{ns}

ns: غیر معنی دار

※: معنی دار در سطح ۵ درصد

