تحقیقات غلات
سال سوم/ شماره دوم/ ۱۳۹۲ (۱۴۱-۱۳۱)

اثر صفات فیزیولوژیک گندم بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی در شرایط دیم

الهه شادان[۱]، جلال صبا[۲*] و فرید شکاری[۲]

۱ و ۲- به ترتیب دانشجوی کارشناسی ارشد و دانشیاران گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۲/۳- تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۶/۴)

چکیده

در مناطق خشک و نیمه خشک که آب یک عامل محدودکننده است، شناخت و تبیین کارآیی مصرف آب اولین و مهم‌ترین گام در جهت افزایش عملکرد محصولات زراعی به شمار می‌آید. به منظور بررسی نحوه تأثیر صفات فیزیولوژیک مختلف گندم بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی در شرایط دیم، آزمایشی با ۱۰۰ لاین و رقم گندم در قالب طرح لاتیس مربع ساده (۱۰×۱۰) انجام شد. در زمان گل‌دهی، محتوای نسبی آب برگ و سرعت از دست دادن آب از برگ‌های بریده به همراه صفات سرعت فتوسنتز، غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای و شاخص کلروفیل اندازه‌گیری شدند. با انجام رگرسیون گام به گام برای متغیر وابسته کارآیی مصرف آب فتوسنتزی (PWUE)، سه متغیر مستقل سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق و غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای وارد مدل شدند و ۸۸٪ از تغییرات کارآیی مصرف آب فتوسنتزی را توجیه کردند. نتایج تجزیه علیت نشان داد که سرعت فتوسنتز اثر مستقیم مثبت و غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای و سرعت تعرق اثر مستقیم منفی بر این صفت دارند. در کل نتایج حاصل از این آزمایش نشان داد که گزینش گیاهانی که دارای سرعت فتوسنتز و تعرق بالاتر و در عین حال CO_2 زیر روزنه‌ای کمتری باشند، برای بهبود کارآیی مصرف آب توصیه می‌شوند.

واژه‌های کلیدی: تجزیه علیت، سرعت تعرق، سرعت فتوسنتز، کارآیی مصرف آب فتوسنتزی، هدایت روزنه‌ای

[*] نویسنده مسئول: saba@znu.ac.ir

Archive of SID

www.SID.ir

مقدمه

تنش خشکی بیشتر از هر عامل محیطی دیگری رشد گیاهان را محدود می‌کند (Huang, 2000). زمانی این تنش ایجاد می‌شود که خروج آب از گیاه به واسطه فرآیند تعرق بیشتر از جذب آن از طریق ریشه است (Shepherd *et al.*, 2002). کرامر (Kramer, 1983) خشکی را به عنوان نبود یا کمبود رطوبت در مراحل حساس رشد گیاه تعریف نموده است. اظهار شده است که تنش خشکی از عوامل اصلی محدود کننده تولید موفق محصولات زراعی از جمله گندم است. برآورد شده است که حدود ۳۳٪ از کل سطح زیر کشت دنیا و حدود ۵۵٪ از زمین‌های زیر کشت گندم کشورهای در حال توسعه به نحوی تحت تأثیر تنش خشکی قرار دارند (Kirigwi *et al.*, 2004).

در میان فرایندهای فیزیولوژیک، فتوسنتز یکی از اساسی‌ترین فرایندها در رشد و تولید محسوب شده و نگهداری سرعت اسیمیلاسیون کربن تحت شرایط تنش اهمیت اساسی در تولید دارد (Lawlor, 1995). رشد محصولات زراعی در شرایط تنش خشکی به واسطه محدود شدن فتوسنتز کاهش می‌یابد. روحی و سی‌وسه مرده (Roohi and Siosemardeh, 2008) در ارزیابی سرعت فتوسنتز در شرایط تنش و بدون تنش کاهش ۳۶ درصدی سرعت فتوسنتز را در شرایط دیم گزارش کردند. نیکولاس و همکاران (Nicolas *et al.*, 1985) در مقایسه دو رقم گندم در شرایط گلخانه‌ای نشان دادند که فتوسنتز در رقم متحمل در انتهای دوره تنش حدود ۶۰٪ بیشتر از رقم حساس بود. کاهش هماهنگ فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در تنش ملایم نشان‌دهنده محدودیت روزنه‌ای در فتوسنتز است (Austin,1989). از سوی دیگر، بستن روزنه‌ها موجب کاهش همزمان فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای می‌شود (Del Blanco *et al.*, 2000; Condon *et al.*, 2002; Koc *et al.*, 2003). کاهش میزان فتوسنتز به علت بسته شدن روزنه‌ها، کمبود مواد فتوسنتزی لازم برای پر کردن دانه‌ها و کاهش دوره پر شدن دانه‌ها را موجب می‌شود که این اتفاق از مهم‌ترین اثرات خشکی بر گیاه است (Reddy *et al.*, 2004).

عوامل محدود کننده فتوسنتز به دو دسته عوامل روزنه‌ای و عوامل غیر روزنه‌ای تقسیم می‌شوند (Siosemardeh *et al.*, 2006). به نظر می‌رسد که در شرایط تنش خشکی بسته شدن روزنه‌ها و کاهش غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای ناشی از آن مهم‌ترین دلیل کاهش فتوسنتز برگ‌ها است (Mafakheri *et al.*, 2010). باز نگه داشتن روزنه‌ها از یک طرف باعث کاهش آب برگ و از طرف دیگر باعث افزایش فتوسنتز می‌شود و تعادل این دو، روند رشد تحت تنش را کنترل می‌کند (Roohi and Siosemardeh, 2008).

کاک و همکاران (Koc *et al.*, 2003) نشان دادند که در گندم دوروم در تیمارهای تنش شدید آبی، افزایش در غلظت دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای را می‌توان به کاهش شدید در هدایت مزوفیلی و در نتیجه کاهش ظرفیت فتوسنتزی کلروپلاست نسبت داد که در این صورت دی‌اکسید کربن وارد شده به برگ، به خوبی در فرآیند فتوسنتز مورد استفاده قرار نمی‌گیرد. سی سه مرده و همکاران (Siosemardeh *et al.*, 2003) به منظور شناسایی فاکتورهای مؤثر در مقاومت به تنش خشکی و تغییرات عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای محدودکننده فتوسنتز در ارقام مختلف گندم نشان دادند که در شرایط تنش خشکی به دلیل کاهش ظرفیت فتوسنتزی، دی اکسید کربن واردشده به برگ به خوبی استفاده نشده است. سیدیک و همکاران (Siddique *et al.*, 1999) دریافتند قرار دادن گیاه گندم در معرض تنش خشکی باعث کاهش قابل توجهی در سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای می‌شود و در شرایط تنش، توسعه و رشد برگ‌ها کم می‌شود که این امر کاهش تولید گیاه را در پی دارد.

عوامل غیر روزنه‌ای، فرآوری کربن را از طریق اثر مستقیم کمبود آب بر فرآیندهای بیوشیمیایی محدود می‌کنند (Siosemardeh *et al.*, 2006). از این رو بخشی از کاهش فعالیت‌های فتوسنتزی در طول تنش خشکی را می‌توان به محدودیت فرآیندهای متابولیکی غیر روزنه‌ای نسبت داد (Lawlor and Cornic, 2002). محدودیت‌های متابولیکی غیر روزنه‌ای فتوسنتز تحت شرایط تنش ممکن است به واسطه کاهش غلظت کلروفیل در این شرایط است (Siosemardeh, 2003). بنابراین، حفظ غلظت کلروفیل به ثبات فتوسنتز در شرایط تنش کمک می‌کند (Jaefari *et al.*, 2006). بلام (Blum, 1990) با مقایسه دو رقم قدیمی و جدید گندم بیان داشت که رقم جدید سرعت فتوسنتزی بیشتری داشت و این سرعت فتوسنتز به واسطه هدایت مزوفیلی بیشتر بود. توسعه کشاورزی و تولید پایدار در مناطق خشک و

Archive of SID

www.SID.ir

نیمه خشک به افزایش کارایی مصرف آب بستگی دارد (Entesari *et al.*,2007).کارآیی مصرف آب برابر ماده خشک تولیدی به ازای واحد آب مصرفی است (Pessarkli, 1999) و با افزایش عملکرد و یا کاهش آب مصرفی افزایش می‌یابد (Entesari *et al.*, 2007).

کارآیی مصرف آب فتوسنتزی شاخصی است که میزان فتوسنتز را به ازای هر واحد هدایت روزنه‌ای و تعرق نشان می‌دهد (Larcher, 1995). به طور کلی، گیاهان به دو صورت افزایش آسیمیلاسیون کربن و یا کاهش تعرق، به کارآیی مصرف آب فتوسنتزی بالا دست می‌یابند (Marco *et al.*, 2000). از آنجایی که هنگام تنش رطوبتی، بقا از بهینه عمل کردن مهم‌تر است، بنابراین نسبت جذب دی‌اکسیدکربن به تعرق ثابت نمی‌ماند. به همین دلیل عمده تفاوت بین کارآیی مصرف آب فتوسنتزی در رژیم‌های مختلف رطوبتی ناشی از این امر است که تنش خشکی به میزان متفاوتی فتوسنتز و تعرق را تحت تأثیر قرار می‌دهد که در نهایت منجر به تفاوت معنی‌دار در کارآیی مصرف آب فتوسنتزی بین رژیم‌های رطوبتی می‌شود (El Hafid *et al.*, 1998). علی‌مرادی و همکاران (Alimoradi *et al.*, 2009) در آزمایشی که روی ماش انجام دادند، بیان کردند که اعمال تنش در مرحله زایشی منجر به کاهش بازده مصرف آب فتوسنتزی شد. کاهش بازده مصرف آب فتوسنتزی در این مرحله می‌تواند ناشی از عدم هماهنگی در کاهش تعرق و فتوسنتز است، زیرا برعکس مرحله رویشی، با افزایش شدت تنش نسبت فتوسنتز به تعرق بیشتر کاهش یافت که در نهایت منجر به کاهش بازده آب فتوسنتزی در تیمارهای تنش دیده در مرحله زایشی شد.

از آنجایی که کارآیی مصرف آب یکی از مهم‌ترین صفات مناسب برای تولید محصول گیاهان زراعی در شرایط دیم بوده و کارآیی مصرف آب فتوسنتزی نیز زیر مجموعه این صفت مهم است، از این رو در تحقیق حاضر سعی شد صفات مؤثر بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی و نحوه تأثیر آن‌ها بر این صفت مشخص شود تا بتوان در برنامه‌های اصلاحی از آن‌ها سود جست.

مواد و روش‌ها

آزمایش حاضر در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ در قالب طرح لاتیس مربع ساده (۱۰ × ۱۰) با دو تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان واقع در ۳۶ درجه و ۴۱ دقیقه عرض شمالی و ۴۸ درجه و ۲۷ دقیقه طول شرقی و ارتفاع ۱۶۲۰ متر از سطح دریا، صورت گرفت. تعداد تیمارها ۱۰۰ عدد شامل ۹۶ لاین اینبرد گندم نان به همراه چهار رقم شاهد سرداری، آذر ۲، اوحدی و Unknown (به دلیل گم شدن شجره این رقم در طی مراحل اصلاحی آن، Unknown نامیده می‌شود و جز ارقامی است که در منطقه زنجان برای کشت توصیه می‌شود) بود. هر واحد آزمایشی شامل سه ردیف یک متری بود. کل دوره رشدی گیاهان در شرایط دیم کامل سپری شد. میزان بارندگی و دمای هوا در سال زراعی آزمایش در جدول (۱) ارائه شده است.

اندازه‌گیری سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ ($\mu mol\ CO_2.\ m^{-2}.\ S^{-1}$) غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای ($\mu mol.\ mol^{-1}$)، سرعت تعرق ($mmolH_2O.\ m^{-2}.\ s^{-1}$) و هدایت روزنه‌ای ($mmol.\ m^{2}.\ s^{1}$) با استفاده از دستگاه IRGA مدل Lic-ADC-Uk در زمان گل‌دهی انجام شد. هدایت مزوفیلی از تقسیم سرعت فتوسنتز به غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای بر حسب ($mmol.m^{-2}.s^{-1}$) و کارآیی مصرف

جدول ۱- میانگین میزان بارش و دمای هوای دانشگاه زنجان در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰

Table 1. Average rainfall and temperature in Zanjan University in 2011-2012

تاریخ Date	مهر ۹۱ Oct. 2011	آبان ۹۱ Nov. 2011	آذر ۹۱ Dec. 2011	دی ۹۱ Jan. 2012	بهمن ۹۱ Feb. 2012	اسفند ۹۱ March 2012	فروردین ۹۲ Apr. 2012	اردیبهشت ۹۲ May 2012	خرداد ۹۲ June 2012	تیر ۹۲ July 2012
میزان بارش Rainfall	1.0	82.1	1.1	26.5	45.3	21.5	94.3	55.0	17.7	33.4
میانگین‌دما Temperature	14.7	5.3	0.7	0.9	-2.3	0.4	9.0	14.7	18.9	22.0

Archive of SID

www.SID.ir

آب فتوسنتزی از تقسیم سرعت فتوسنتز به تعرق (بر حسب $\mu mol\ CO_2 .\ mol^{-1}$) به دست آمد. تمامی اندازگیری‌ها در ساعت ۱۰ تا ۱۲ صبح در شدت نور ۱۲۰۰ تا ۱۴۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه انجام گرفت. جهت قرائت داده‌ها با قرار دادن قسمت میانی برگ پرچم پنج بوته تصادفی از هر واحد آزمایشی به مدت یک دقیقه در درون محفظه مخصوص تبادل گازی اعداد دستگاه IRGA ثبت شد (Ratnayaka and Kincid, 2005). در نهایت میانگین داده‌های این پنج بوته به عنوان ارزش آن صفت منظور شد. برای اندازه‌گیری شاخص کلروفیل برگ از دستگاه کلروفیل‌متر دستی مدل CCM-200 (OptiScience_UK.co) استفاده شد. اندازه‌گیری در زمان سنبله‌دهی در قسمت میانی برگ پرچم پنج بوته تصادفی از هر واحد آزمایشی انجام شده و میانگین این پنج عدد به عنوان شاخص کلروفیل برگ پرچم در نظر گرفته شد. برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب RWC (Relative Water Content)برگ پس از اندازه‌گیری تبادلات گازی، قطعات ۲ سانتی‌متری از قسمت میانی برگ پرچم تهیه و وزن تر آن‌ها اندازه‌گیری شد. این قطعات به منظور تعیین وزن تورژسانس به مدت ۴ ساعت تاریکی در داخل آب مقطر قرار داده شدند. در پایان وزن خشک آن‌ها نیز پس از قرار دادن نمونه‌ها در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد و به مدت ۲۴ ساعت اندازه‌گیری شد و RWC از طریق رابطه زیر به دست آمد (Ritchie *et al.*, 1990):

$$RWC = [(WF - WD) / (WT - WD)] \times 100 \quad (۱)$$

که W_F، W_D و W_T به ترتیب برابر وزن تر، وزن خشک و وزن تورژسانس است.

برای محاسبه سرعت از دست دادن آب برگ (Rate of Water Loss) RWL از برگ‌های جدا شده در ژنوتیپ‌های مورد آزمایش، از هر واحد آزمایشی فاقد تنش ۶ بوته تصادفی انتخاب شده و قبل از ظهور سنبله، آخرین برگ کاملاً توسعه یافته آن‌ها جدا شد. این برگ‌ها در داخل کیسه‌های نایلونی سریعاً به آزمایشگاه منتقل و به دقت توزین شدند. سپس این نمونه‌های برگی روی کاغذی در اتاقک رشدی با دمای ۲۵ درجه سلسیوس و رطوبت نسبی ۵۰ درصد قرار داده شدند. پس از ۲ ساعت نمونه‌ها مجدداً توزین و به آون ۷۰ درجه سلسیوس منتقل شدند. پس از ۲۲ ساعت نمونه‌ها از آون خارج و وزن خشک آن‌ها تعیین شد (Clarc, 1992). در نهایت سرعت از دست دادن آب از برگ‌های جدا شده از فرمول زیر به دست آمد:

$$RWL = [(W_0 - W_1) / (T \times W_d)] \times 100 \quad (۲)$$

که در آن W_0، W_1 و W_d به ترتیب وزن اولیه، وزن پس از قرار دادن برگ‌ها در اتاقک رشد، و وزن خشک برگ‌ها است که بر حسب میلی‌گرم ثبت شدند. T عبارت بود از مدت زمان قرار دادن برگ‌ها در اطاقک رشد که ۲ ساعت در نظر گرفته شده بود.

جهت تعیین سهم اثر تجمعی صفات بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی با استفاده از نرم افزار SPSS (نسخه ۲۰) اقدام به انجام رگرسیون گام به گام شده و سپس به منظور تعیین روابط علی و اثرات مستقیم و غیر مستقیم صفات باقی‌مانده در مدل (به عنوان متغیرهای مستقل) روی این صفت (به عنوان متغیر وابسته) تجزیه علیت انجام شد.

نتایج و بحث

بررسی ضرایب همبستگی ساده صفات (جدول ۲) نشان داد که کارآیی مصرف آب فتوسنتزی همبستگی منفی (**۰/۸۳۲-) با غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای و همبستگی مثبتی با سرعت فتوسنتز (**۰/۳۹۱) و هدایت مزوفیلی (**۰/۵۹۸) دارد. با توجه به رابطه مثبت کارآیی مصرف آب فتوسنتزی با سرعت فتوسنتز، به نظر می‌رسد افزایش در سرعت فتوسنتز باعث افزایش در کارآیی مصرف آب فتوسنتزی شده است. در واقع می‌توان این‌طور بیان کرد که همبستگی منفی کارآیی مصرف آب فتوسنتزی با غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای نیز حاصل تأثیر میزان غلظت CO_2 بر فتوسنتز است، زیرا هرچه غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای بالا است، نشان‌دهنده عدم مصرف آن در فرآیند فتوسنتز و اختلال در دستگاه فتوسنتزی است. در رابطه با صفت هدایت مزوفیلی می‌توان عنوان کرد که این صفت نیز دارای رابطه معکوس با غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای بوده و هر چه میزان غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای کمتر است، نشان‌دهنده استفاده CO_2 در فرآیند کربوکسیلاسیون است. ریل و هکس (Ryle and Hesketh, 1968)

Archive of SID

www.SID.ir

جدول۲- ضرایب همبستگی بین صفات مورد ارزیابی
Table 2. Correlation coefficients between traits

Traits	صفات	غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای Concentration of CO_2	هدایت روزنه‌ای Stomatal Conductance	سرعت تعرق Transpiration Rate	سرعت فتوسنتز Photosynthetic Rate	کارآیی مصرف آب فتوسنتزی Photosynthetic Water Use Efficiency
Stomatal Conductance	هدایت روزنه‌ای	0.289**				
Transpiration Rate	سرعت تعرق	0.153	0.885**			
Photosynthetic Rate	سرعت فتوسنتز	-0.260**	0.785**	0.783**		
Photosynthetic Water Use Efficiency	کارآیی مصرف آب فتوسنتزی	-0.832**	-0.102ns	0.076	0.391**	
Mesophyll Conductance	هدایت مزوفیلی	-0.616**	0.361**	0.429**	0.779**	0.598**

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

* and **: Significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

معتقدند که کاهش فتوسنتز، منجر به کاهش کارائی مصرف آب می‌شود. اما در آزمایش سی‌وسه مرده و همکاران (Siosemardeh *et al.*, 2003) کاهش سرعت فتوسنتز با افزایش کارآیی مصرف آب فتوسنتزی تحت تنش خشکی همراه بود، که این کاهش به نقصان ۹۰ درصدی هدایت روزنه‌ای نسبت داده شد.

در آزمایش حاضر ارتباط معنی‌داری بین هدایت روزنه‌ای و کارآیی مصرف آب فتوسنتزی مشاهده نشد، ولی این صفت همبستگی مثبتی با سرعت تعرق (۰/۸۸۵**) و سرعت فتوسنتز (۰/۷۸۵**) و غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای (۰/۲۸۹**) داشت. در واقع هدایت روزنه‌ای بیشتر با تعرق بالاتر ارتباط تنگاتنگی دارد و به تبع آن سرعت فتوسنتز نیز افزایش می‌یابد، زیرا انجام فتوسنتز به جریان CO_2 نیازمند است و گیاه برای جذب CO_2 بایستی روزنه‌های خود را باز نگه دارد که این امر موجب هدایت روزنه‌ای بالاتر و جذب CO_2 و تعرق بیشتر خواهد بود. این روابط مثبت مورد توجه سایر پژوهشگران از جمله مبروک و همکاران (Mabrouk *et al.*, 1985) نیز بوده است. رابطه مثبت و معنی‌داری بین سرعت فتوسنتز و سرعت تعرق (۰/۷۸۳**) و هدایت مزوفیلی (۰/۷۷۹**) نیز مشاهده شد. هدایت مزوفیلی بالاتر نشان دهنده سرعت فتوسنتز بیشتر است که خود بیانگر ورود CO_2 بیشتر به فضای زیر روزنه است. گیاه برای انجام فتوسنتز بیشتر و تولید، نیازمند گشودن روزنه‌ها برای ورود CO_2 است که این گشودگی باعث خروج مقادیر بسیاری آب به صورت تعرق نیز خواهد بود.

ریچی و همکاران (Ritchie *et al.*, 1990) گزارش کردند که مقاوم‌ترین ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش خشکی ظرفیت فتوسنتزی و هدایت روزنه‌ای بیشتری در مقایسه با ژنوتیپ‌های حساس‌تر داشتند. تنش شدید خشکی منجر به بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای می‌شود و این امر جذب دی‌اکسیدکربن و تولید ماده خشک را کاهش می‌دهد. در واقع بسته شدن روزنه‌ها در هنگام تنش، اگرچه به منظور کاهش هدر رفت آب صورت می‌گیرد، اما به واسطه ممانعت از ورود CO_2 می‌تواند فتوسنتز را به کمتر از نقطه جبرانی کاهش دهد (Francisco *et al.*, 1995). فیشر و همکاران (Fischer *et al.*, 1998) نیز در ارتباط با محدودیت‌های غیر روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی (سرعت فتوسنتز به غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای) را مطرح کرده و عامل اصلی محدودکننده سرعت فتوسنتز را کاهش هدایت مزوفیلی دانشتند.

با استفاده از تجزیه رگرسیونی گام به گام، متغیرهای مستقل مؤثر در کارآیی مصرف آب فتوسنتزی، مشخص شدند. میزان CO_2 زیر روزنه‌ای اولین صفتی بود که در مدل وارد شد و ۸۳ درصد از تغییرات صفت کارآیی مصرف آب فتوسنتزی را توجیه کرد. صفات بعدی که در مدل قرار گرفتند به ترتیب سرعت فتوسنتز و سرعت تعرق بودند. در مجموع مدل سه متغیره حاصل ۸۸ درصد از تغییرات کل

Archive of SID

www.SID.ir

کارآیی مصرف آب فتوسنتزی را توجیه کرد. نتیجه نهایی رگرسیون گام به گام، معادله خطی زیر بود.

$$Y = 4.222 - 0.01X_1 + 0.147X_2 - 0.304X_3 \quad (۳)$$
$$R^2 = 0.88$$

در این رابطه، Y کارآیی مصرف آب فتوسنتزی، X_1 غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای، X_2 سرعت فتوسنتز و X_3 سرعت تعرق است.

غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای بیشترین تأثیر را بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی داشت، در واقع تحت شرایط تنش، گیاه برای مقابله با اثرات آن روزنه‌های خود را بسته نگه می‌دارد تا از خروج آب به صورت تعرق جلوگیری کند که این عمل باعث عدم ورود CO_2 به درون گیاه و در نتیجه موجب کاهش میزان فتوسنتز خواهد شد. سرعت فتوسنتز به تنهایی فقط ۱/۲ درصد از تغییرات کل کارآیی مصرف آب فتوسنتزی را توجیه کرد، اما انجام آن منوط به ورود CO_2 و خروج بخار آب است. همبستگی معنی‌دار بین سرعت فتوسنتز و سرعت تعرق (۰/۷۸۳**) و CO_2 زیر روزنه‌ای (-۰/۲۶۰**) نیز تأیید کننده این مطلب است. نتایج حاصل از تجزیه همبستگی نیز نشان داد که غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای دارای بیشترین همبستگی (-۰/۸۳۲**) با کارآیی مصرف آب فتوسنتزی بود. بعد از این صفت، صفت سرعت فتوسنتز بیشترین همبستگی (۰/۳۹۱**) را با کارآیی مصرف آب فتوسنتزی داشت که نشان دهنده تطابق بالای نتایج حاصل از رگرسیون گام به گام با نتایج حاصل از تجزیه همبستگی ساده است. تعدادی از محققین رابطه مثبتی بین عملکرد دانه و میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ گزارش کرده‌اند (Lomis and Amthor, 1999; Reynolds *et al.*, 2000). به نظر می‌رسد که با امکان افزایش توان میزان فتوسنتز در ارقام بتوان به عملکرد بالاتری دست یافت.

به منظور تفسیر بهتر نتایج تجزیه رگرسیون گام به گام، تجزیه علیت برای کارآیی مصرف آب فتوسنتزی انجام شد (جدول ۳). میزان CO_2 زیر روزنه‌ای بیشترین اثر مستقیم منفی (-۰/۶۰۹**) (در حقیقت اثرات مستقیم همان ضرایب رگرسیون ناقص استاندارد شده هستند که در SPSS در جدول Coefficient معنی‌دار بودن یا نبودن این ضرایب مشخص می‌شود) را بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی داشت. تنش خشکی ملایم، میزان فتوسنتز را همراه با کاهش غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای و سرعت تعرق، بیشتر از طریق عوامل روزنه‌ای برگشت‌پذیر کاهش می‌دهد، اما در شرایط تنش شدیدتر یا در تنش‌های طولانی، عوامل غیر روزنه‌ای نیز مزید بر علت شده و اثر نامطلوب تنش عموماً غیرقابل برگشت می‌شود. سیدیک و همکاران (Siddique *et al.*, 1999) نیز بیان کردند هنگامی که بوته‌های گندم در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرند، کاهش چشمگیری در سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و افزایش در غلظت دی‌اکسید کربن بین سلولی اتفاق می‌افتد. افزایش غلظت CO_2 موجود در فضای مزوفیلی نیز نشان دهنده پایین بودن میزان مصرف آن توسط دستگاه فتوسنتزی و افزایش تولید آن از طریق مقدار تنفس است که این موضوع بیانگر آسیب به دستگاه فتوسنتزی مخصوصاً در تنش‌های شدید است، زیرا در تنش‌های خفیف‌تر به دلیل بسته بودن روزنه‌ها برای مقابله با تنش، میزان ورود CO_2 نیز کاهش می‌یابد.

سرعت فتوسنتز اثر مستقیم مثبت بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی داشت، ولی اثر غیر مستقیم و منفی (-۰/۳۵۶) آن از طریق تعرق باعث کاهش همبستگی بین این صفت و کارآیی مصرف آب فتوسنتزی شد. در هنگام تنش خشکی، گیاه برای کاهش از دست دادن آب، روزنه‌های خود را به حالت بسته یا نیمه باز درمی‌آورد که این باعث کاهش خروج آب و در عین حال کاهش ورود CO_2 نیز می‌شود. بنابراین، صورت ضمن کاهش میزان تعرق، میزان فتوسنتز نیز کاهش پیدا خواهد کرد. از آنجایی که کاهش در سرعت فتوسنتز اثر مستقیم و مثبتی بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی دارد، این امر موجب کاهش در میزان آن خواهد شد. تأثیر تنش خشکی معمولاً به صورت کاهش رشد و سرعت فتوسنتز دیده می‌شود (Cornic and Massacci, 1996). هنگامی که بوته‌های گندم در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرند، کاهش چشمگیری در سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و افزایش در غلظت دی‌اکسید کربن بین سلولی اتفاق می‌افتد (Abde Mishani and Shahnejate-Boshehri, 1997).

سرعت تعرق اثر مستقیم منفی (-۰/۴۵۵**) بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی داشت (شکل ۱). همبستگی تعرق با کارآیی مصرف آب فتوسنتزی معنی‌دار نبود

Archive of SID

www.SID.ir

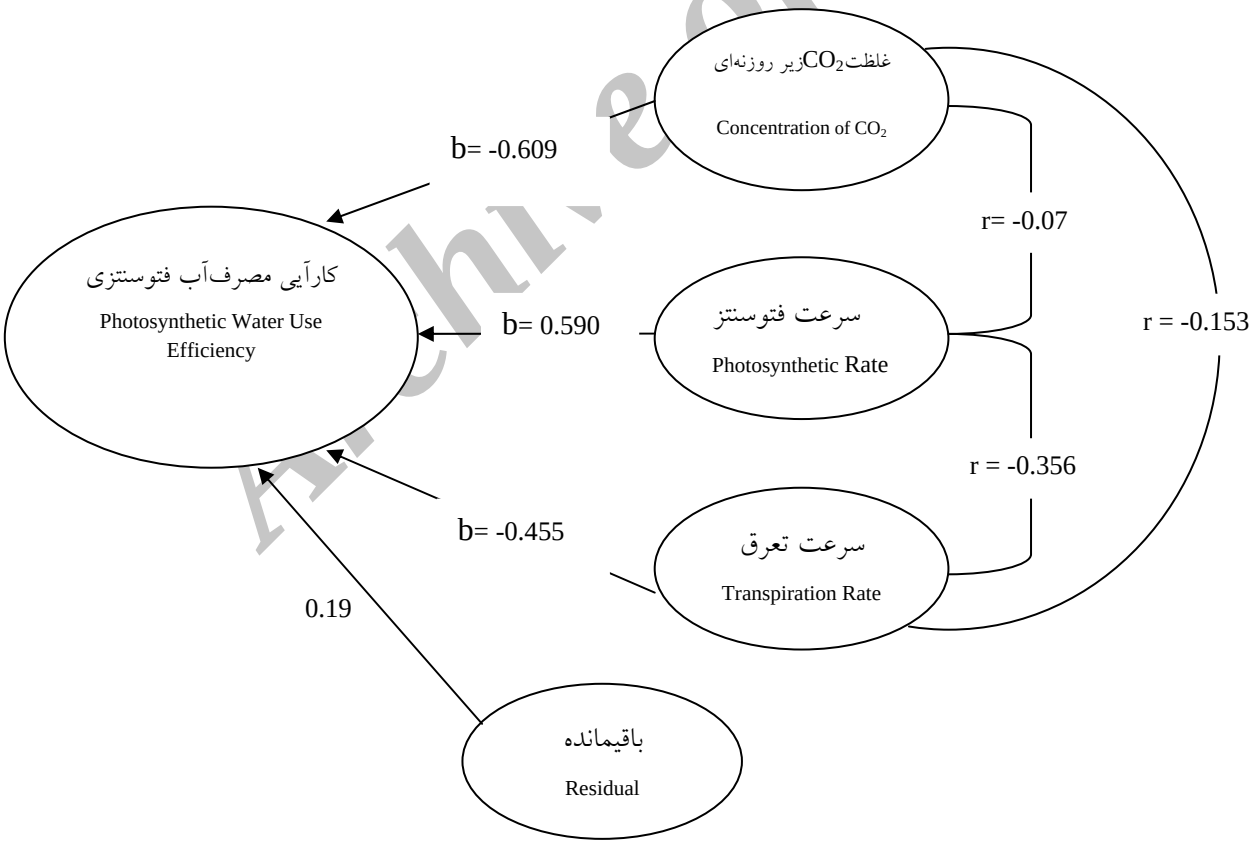
جدول ۳- آثار مستقیم و غیرمستقیم صفات فیزیولوژیک بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی در گندم

Table 3. Direct and indirect effects of physiological characteristics on the photosynthetic water use efficiency (PWUE) in wheat

Traits	صفات	اثر مستقیم Direct effects	اثرات غیرمستقیم از طریق Indirect effects via			ضریب همبستگی با کارآیی مصرف آب فتوسنتزی The correlation coefficient with PWUE
			غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای Concentration of CO_2	سرعت فتوسنتز Photosynthetic rate	سرعت تعرق Transpiration rate	
Concentration of CO_2	غلظت CO_2 زیرروزنه‌ای	-0.609**	--	-0.07	-0.153	-0.832**
Photosynthetic rate	سرعت فتوسنتز	0.590**	0.159	--	-0.356	0.391**
Transpiration rate	سرعت تعرق	-0.455**	-0.093	0.462	--	0.076 ns
Residual effect	اثر باقیمانده	0.036				

ns و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪.

ns and **: Non-significant and significant at 1% probability level, respectively.



شکل ۱- دیاگرام علیّت برای تشریح روابط میان کارایی مصرف آب فتوسنتزی و صفات مؤثر بر آن.

Figure 1. Path diagram for explaining the relationship between photosynthetic water use efficiency and its related traits.

Archive of SID

www.SID.ir

(^{ns} ۰/۰۸۶) در حالی که اثر مستقیم آن بسیار معنی‌دار شد. در واقع اثر غیرمستقیم و مثبت (۰/۴۶۲) آن از طریق سرعت فتوسنتز بر کارآیی مصرف آب باعث شده است که ضریب همبستگی بین این دو متغیر، وجود نداشته است. با افزایش تعرق میزان فتوسنتز نیز افزایش نشان می‌دهد (**۰/۸۸۵). در حقیقت تبادل CO_2 و بخار آب هر دو از یک مسیر مشترک که همان روزنه‌ها است صورت می‌گیرد. گشودگی بیشتر روزنه فرآیندی اجباری برای افزایش فتوسنتز در گیاهان C_3 است. با این حال، این مسئله باعث افزایش خروج بخار آب از داخل برگ خواهد شد. مطالعات نشان داده است که بیش از ۹۵ درصد آبی که وارد گیاه می‌شود از طریق تعرق روزنه‌ای از گیاه خارج می‌شود (Jianwu *et al.*, 2006). علی‌رغم نقش کلیدی تعرق در برخی تنظیمات گیاهی، لاویس و دیوس (Loveys and Davies, 2004) گزارش کردند که بخش زیادی از هدر رفت آبی گیاه از طریق روزنه‌ها است، در حالی که این فرایند از نظر کارکردی برای گیاه ضروری نبوده و این میزان آب را می‌توان از طریق دست‌کاری روزنه‌ها ذخیره کرد. باز نگه داشتن روزنه از یک طرف باعث کاهش آب برگ و از طرف دیگر افزایش فتوسنتز می‌شود و تعادل این دو، روند رشد تحت تنش را کنترل می‌کند (Roohi and Siosemardeh, 2008).

تفاوت کارآیی مصرف آب فتوسنتزی بین رژیم‌های مختلف رطوبتی می‌تواند به مقاومت اضافی در مقابل جریان دی اکسیدکربن به درون برگ مرتبط است، زیرا بسته شدن جزئی روزنه بیشتر از آنکه ورود دی اکسید کربن به درون برگ را محدود کند، از تعرق جلوگیری می‌کند (Damata *et al.*, 2003). برای افزایش پتانسیل عملکرد نیاز به افزایش زیست توده گیاه زراعی است که این موضوع به معنای ازدیاد میزان فتوسنتز گیاه است (Natu and Ghildiyal, 2005). ورونا و کالکاگنو (Verona and Calcagno, 1991) نیز بیان داشتند که برای حصول عملکرد مطلوب، گیاه باید بتواند روزنه‌های خود را در طی تنش باز نگه دارد تا آب و مواد غذایی را بهتر از خاک دریافت کند، در این حالت چنین ژنوتیپ‌هایی می‌توانند به عنوان مقاوم به خشکی مورد توجه قرار گیرند.

بارتو کلار و همکاران (Barutçular *et al.*, 2000) بیان کرد که افزایش کارآیی مصرف آب فتوسنتزی در کل سطح گیاه باید بررسی شود. در حالی که کارآیی مصرف آب فتوسنتزی پایین ممکن است صفت مهمی در انتخاب ژنوتیپ‌ها برای محیط‌های مستعد خشکی است، اما مکانیسم‌های فیزیولوژیکی اساسی قبل از انتخاب بر اساس این صفات نیاز به درک بهتر دارند تا بتوان در برنامه‌های اصلاحی از این صفات به صورت عادی استفاده کرد. چون همان‌گونه که آرائوس و همکاران (Araus *et al.*, 1989) نشان دادند، کارآیی مصرف آب فتوسنتزی بالا در گندم در شرایط کمبود آب می‌تواند در تولید محصول مفید است، اما میزان کارآیی مصرف آب فتوسنتزی پایین ناشی از هدایت روزنه‌ای بالا می‌تواند به بالاترین اسمیلاسیون کربن در شرایط وجود ذخایر کافی آب منجر شود.

نتایج حاصل از این آزمایش نشان داد که بهتر است گیاهانی انتخاب شوند که دارای سرعت فتوسنتز و تعرق بالاتر و در عین حال CO_2 زیر روزنه‌ای کمتری باشند که به بیشترین میزان در کارآیی مصرف آب فتوسنتزی دست یابند، تا با افزایش در میزان کارآیی مصرف آب، افزایش در عملکرد گیاه به وجود آید.

Archive of SID

References

Abde Mishani, S. and Shahnejat Boshehri, E. A. 1997. Further breeding. The first volume. Tehran University Press. (In Persian).

Alimoradi, M., Rezaei, A. M. and Maibodi, S. A. M. 2009. Evaluation of grain yield and some physiological characteristics of 10 wheat cultivars under two irrigation regimes. **Journal of Agricultural Sciences and Natural Resources** 13 (2): 107-120. (In Persian).

Araus, J. L., Tapia, L. and Alegre, L. 1989. The effect of changing sowing date on leaf structure and gasexchange characteristics of wheat flag leaves grown under Mediterranean climate conditions. **Journal of Experimental Botany** 40 (215): 639-646.

Austin, R. B. 1989. Genetic variation in photosynthesis. **Journal of Agricultural Science** 112: 287-293.

www.SID.ir

Barutçular, C., Genç. I. and Koç, M. 2000. Photosynthetic water use efficiency of old and modern durum wheat genotypes from southeastern Anatolia, Turkey. In : Royo, C., Nachit, M., Di Fonzo, N. and Araus, J. L. (Eds.). Durum wheat improvement in the Mediterranean region: New challenges Zaragoza: CIHEAM. (Option s Méditerran éen n es : Série A. Sémin airesMéditerran éen s; n . 40). pp. 233-238.

Blum, A. 1990. Variation among wheat cultivars in response of leaf gas exchange to light. **Journal of Agricultural Science** 115: 305-310.

Clarc, J. M. 1992. Phenological variability: Effect on determination of leaf water loss in wheat. **Crop Science** 32: 1457- 1459.

Condon, A. G., Richards, R. A., Rebetzke, G. J. and Farouhar, G. D. 2002. Improving intrinsic water use efficiency and crop yield. **Crop Science** 42: 122-131.

Cornic, G. and Massacci, A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. In: Baker, N. R. (Ed.). Photosynthesis and environment. Kluwer Academic Publisher. pp. 347-366.

Damata, A. Burk, S. E. and Netland, P. A. 2003. Management of uveitis glaucoma with Ahmed glaucoma valve implantation. **Ophthalmol** 106: 2168–72.

Del Blanco, I. A., Rajaram, S., Kronstad, W. E. and Reynolds, M. P. 2000. Physiological performance of synthetic hexaploid wheat–derived populations. **Crop Science** 40: 1257-1263.

El Hafid, K., Smith, D., karrou, M. and Sqmir, K. 1998. Physiological response of spring durum wheat cultivars to early–season drought in a Mediterranean environment. **Annals of Botany** 81: 363-370.

Entesari, M. R., Heydari, N., Kheyrabi, J., Alaei, M., Farshi. E. A. and Vaziri. 2007. Water use efficiency in greenhouse production. Publications of the National Committee on Irrigation and Drainage. 180 p. (In Persian).

Fischer, R. A., Rees, D., Sayre, K. D., Lu, Z. M., Candon, A. G. and Saavedra, A. L. 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. **Crop Science** 38: 1467-1475.

Francisco, I. P., Endolz, L. S. and Pardos, J. 1995. Constraints by water stress on plant growth. In: Pessarkli, M. (Ed.). Plant and crop stress. pp. 247-260.

Huang, B. 2000. Role of morphological and physiological characteristics in drought resistance of plants. In: Willkinson, R. E. (Ed.). Plant-environmental interactions. Marcel Dekker Inc. New York. pp. 39-64.

Jaefari, S. R., Manochehri, K. and Torkzadeh, M. 2006. Evaluation effects of Paclobotrazol on cold resistance in tomato (*Lycopersicum esculentom* L.) seedling. **Iranian Journal of Biology** 19 (3): 290-298. (In Persian).

Jianwu, T., Paul, V. B., Brent, E. E., Ankur, R. D. and Kenneth, J. D. 2006. Sap-flux-upscaled canopy transpiration, stomatal conductance and water use efficiency in an old growth forest the GreatLakes region of the United States. **Journal of Geophysical Research-Biogeosciences** 36:139-153.

Kirigwi, F. M., Van Ginkel, M., Trethowan, R. G., Sears, R. G., Rajaram, S. and Paulsen, G. M. 2004. Evaluation of selection strategies for wheat adaptation across water regimes. **Euphytica** 135: 361-371.

Koc, N., Barutcular, C. and Genc, I. 2003. Photosynthesis and productivity of old and modern durum wheat in a Mediterranean environment. **Crop Science** 43: 2089- 2098.

Kramer, P. J. 1983. Water relation of plant. Academic press. Madison. Wisconsin. pp. 342-412.

Larcher, W. 1995. Physiological plant ecology (3rd ed.). Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Lawlor, D. W. and Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant Cell Environment** 25: 275-294.

Lawlor, D.W. 1995 . The effect of water deficit on photosynthesis. In: Smirnof, N. (Ed.). Environment and plant metabolism, flexibility and acclimation. BIOS Scientific Publisher, London. pp. 129-160.

Loveys, B. and Davies, W. J. 2004. Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture: Exploiting plant signaling in novel irrigation practice. In: Bacon, M. (Ed.). Water use efficiency in plant biology. Oxford, Blackwell.

Archive of SID

www.SID.ir

Mabrouk, A. E., James, H. C. and Ana, H. P. 1985. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. **Photosynthesis Research** 7: 137-149.

Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P. C. and Sohrabi, Y. 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. **Australian Journal of Crop Science** 4 (8): 580-585.

Marco, J. P., Periera, J. S. and Chares, M. M., 2000. Growth, photosynthesis and water use efficiency of two C4 sahelian grasses subjected to water deficits. **Journal of Arid Environments** 45: 119-137.

Natu, P. S. and Ghildiyal, M. C. 2005. Potential targets for improving photosynthesis and crop yield. **Current Science** 88: 1918-1928.

Nicolas, M. E., Lambers, H., Simpson, R. G. and Dalling, M. J. 1985. Effect of drought on metabolism and partitioning of carbon in two wheat varieties differing in drought-tolerance. **Annals of Botany** 55: 727-742.

Pessarkli, M. 1999. Hand book of plant and crop stress. Marcel Dekkor Inc.

Ratnayaka, H. H. and Kincaid, D. 2005. Gas exchange and leaf ultrastructure of *Cassia angustifulia* under drought and nitrogen stress. **Crop Science** 45: 840-847.

Reddy, A. R., Chaitanya, K.Y. and Vivekanandan, M. 2004. Drought induced resposes of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants .**Journal. Plant Physiology** 161: 1189-1202.

Reynold, M. P., Delgado, M. I., Gutierrez- Rodrigues, B. M. and Larque- Saavedram, A. 2000. Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment I: Genetic diversity and crop productivity. **Field Crops Research** 66: 37-50.

Ritchie, S. W., Nguyen, H. T. and Haloday, A. S. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotype differing in drought resistance. **Crop Science** 30:105-111.

Roohi, E. and Siosemardeh, A. 2008. Study on gas exchange in different wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under moisture stress conditions. **Seed and Plant** 24 (1): 45 -62. (In Persian).

Ryle, G. J. A. and Hesketh, J. D. 1968. Carbon dioxide uptake in nitrogen-deficient plants. **Crop Science** 9: 451-454.

Shepherd, A., Ginn, S. M. and Wyseure, G. 2002. Simulation of the effect of water shortage on the yields of winter wheat in North-East England. **Ecological Modeling** 147: 41-52.

Siddique, M. R. B., Hamid, A. and Islam, S. 1999 . Drought stress effect on photosynthetic rate and leaf gas exchange of wheat. **Botanical Bulletin of Academia Sinica** 40: 141-145.

Siosemardeh, A. 2003. Physiological aspects of growth and yield of wheat cultivars in relation to drought resistance. PhD. Dissertation. Dept. of Agronomy and crop development, College of Agriculture. University of Tehran. 283 p. (In Persian).

Siosemardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K. and Ebrahimzadeh, H. 2003. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis and their relationship with drought resistance in wheat cultivars. **Iranian Journal of Agricultural Science** 34 (4): 93-106. (In Persian).

Siosemardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K. and Mohammadi, V. 2006. Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. **Field Crops Research** 98: 222-229.

Verona, C. and Calcagno, F. 1991. Study of stomatal parameters for selection of drought resistant varieties in *Triticum durum*. **Euphytica** 57: 275-283.

Archive of SID

www.SID.ir

The effects of physiological traits of wheat on photosynthetic water use efficiency in rainfed conditions

Elahe Shadan[1], Jalal Saba[2*] and Farid Shekari[2]

1 and 2. Graduate Student and Assoc. Profs., respectively, Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Zanjan

(Received: April 23, 2013- Accepted: August 26, 2013)

Abstract

Water in arid and semiarid regions is a limitation factor and recognition of water use efficiency is an essential parameter in yield increment of the crop plants. An experiment with 100 wheat lines and varieties was conducted in square lattice design (10×10) to identify the effects of different physiological traits on water use efficiency of wheat under rainfed conditions. Leaf relative water content, rate of water lost, photosynthesis rate, intercellular CO_2 concentration, transpiration rate, stomatal conductance and chlorophyll index were measured at flowering stage. In stepwise regression analysis of PWUE as dependent variable, photosynthesis rate, transpiration rate and intercellular CO_2 concentration entered to model and explained 88% of the total variance of PWUE. Path analysis showed that photosynthesis rate had positive and transpiration rate and intercellular CO_2 concentration had negative effects on this trait. According to our results, selection of plants with higher photosynthesis rate and transpiration rate and lower intercellular CO_2 concentration is recommended to improve PWUE.

Keywords: Path analysis, Photosynthetic rate, Photosynthetic water use efficiency, Stomatal conductance, Transpiration rate

Archive of SID

*Corresponding author: saba@znu.ac.ir

www.SID.ir