Archive of SID

تجزیه ژنتیکی پاسخ به تنش کمبود آب در صفات فیزیولوژیک در گندم

علی اکبر اسدی[۱،*]، مصطفی ولی‌زاده[۲]، سید ابوالقاسم محمدی[۲] و منوچهر خدارحمی[۳]

۱- استادیار، بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات آموزش کشاورزی و منابع طبیعی زنجان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، زنجان

۲- استاد، گروه به نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، تبریز

۳- استادیار، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۱۲/۰۵ – تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۰۷/۱٤)

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

چکیده

کم‌آبی یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید در کشاورزی به ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک به‌حساب می‌آید و کمبود آب (بویژه در مراحل زایشی) به علت عدم بارش و یا توزیع نامناسب بارندگی از علل محدودکننده عملکرد به شمار می‌رود. در این پژوهش، تلاقی بین رقم Gaspard (والد حساس به کم‌آبی) و لاین DN11 (والد متحمل) انجام شد. نسل‌های F_1، F_2، F_3، BC_1 و BC_2 حاصل، به‌همراه والدین، در طرح آزمایشی بلوک‌های کامل تصادفی، در شرایط آبیاری عادی و تنش کمبود آب انتهای فصل هرکدام در سه تکرار و دو سال متوالی کشت شدند. صفات فیزیولوژیک برای نمونه‌های تک‌بوته اندازه‌گیری شد. تجزیه واریانس وزنی داده‌ها نشان داد که تنش کمبود آب باعث کاهش معنی‌دار در مساحت برگ پرچم و کاهش غیرمعنی دار در هدایت روزنه‌ای شده است. تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات شاخص کلروفیل با نتایج متفاوتی از لحاظ مدل‌های برازش داده شده رگرسیونی برای هر محیط همراه بود، ولی برای صفت ضریب هدایت روزنه نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها در دو شرایط نرمال و تنش یکسان بود. علاوه‌بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثرات متقابل اپیستازی نیز در وراثت کلیه صفات مورد بررسی نقش داشتند. بیشتر این اثرات متقابل از نوع اثرات مضاعف بود. در صفت مساحت برگ پرچم اثر افزایشی همراه با اثرات متقابل افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت در توارث نقش داشتند. در محتوای نسبی آب علاوه‌بر این اثرات، اثر غالبیت نیز در توارث نقش داشت. تجزیه واریانس نسل‌ها نشان داد که عمل ژن برای صفت محتوای آب نسبی افزایشی، برای صفت مساحت برگ پرچم غالبیت و برای صفت ضریب هدایت روزنه (هر دو شرایط تنش و نرمال) فوق‌غالبیت بود. عمل ژن برای صفت شاخص کلروفیل در شرایط تنش فوق‌غالبیت و در شرایط نرمال افزایشی بود.

واژگان کلیدی: تنش کمبود آب، صفات فیزیولوژیک، گندم

* نویسنده مسئول، آدرس پست الکترونیکی: **a.asady@areeo.ac.ir**

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

مقدمه

در گندم تنش خشکی طی مرحلهٔ پرشدن دانه‌ها موجب کاهش تقسیم سلولی و کاهش طویل شدن سلول‌ها می‌شود. به‌علاوه تنش خشکی بین مرحلهٔ آغازش سنبله و رسیدگی فیزیولوژیک موجب کاهش عملکرد دانه می‌شود. مطالعه روند رشد دانه و ارزیابی اثر پارامترهای فیزیولوژیک بر وزن دانه و تنوع ژنتیکی این صفات در ژنوتیپ‌های ارقام بومی گندم از اولویت‌های تحقیقاتی به‌شمار می‌رود (Darroch and Baker, 1990; Ford *et al*., 1979). اثر کمبود آب بر عملکرد گندم در دورهٔ بعد از گرده‌افشانی، به شدت تنش و زمان بروز آن بستگی دارد و با خصوصیات ژنتیکی گیاه اثر متقابل دارد (Ahmadi and Baker, 2001). به نظر عده‌ای از محققین، در آخرین مراحل پر شدن دانه‌ها انتقال کربوهیدرات‌های محلول در آب از ساقه، در مقایسه با انتقالات ناشی از فعالیت‌های فتوسنتزی جاری گیاه، میزان بالاتری از رشد گیاه را موجب می‌شود (Fischer and Kohn, 1966). میزان حساسیت ارقام مختلف گندم به محیط‌های کم‌آب و با آب کافی متفاوت بوده و این حساسیت به شدت تنش کمبود آب نیز بستگی دارد که این مسئله باعث پیچیده‌تر شدن گزینش و اصلاح برای تحمل به تنش کمبود آب می‌شود (Gupta, 1995). بسیاری از محققین معتقد هستند که تحمل به تنش کمبود آب به مفهوم افزایش پتانسیل عملکرد، از طریق اصلاح برای اجزا عملکرد امکان‌پذیر است (Richards, 1996; Chowdhry *et al*., 1999).

انتخاب غیرمستقیم در نسل‌های اولیه اصلاحی از طریق صفاتی که همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه داشته و وراثت‌پذیری به‌مراتب بیشتر از عملکرد دانه داشته باشند، یکی از راه‌کارهای مهم اصلاحی است. بررسی نحوه توارث صفات در شرایط محیطی متفاوت بیانگر این است که با تغییر شرایط محیطی، نحوه عمل ژن‌ها، برآورد پارامترهای ژنتیکی و وراثت‌پذیری صفات تغییر می‌کند (Dana and Dasgupta, 2001)، که به‌دلیل وجود اثر متقابل بین ژنوتیپ و محیط در شرایط تنش است. این موضوع می‌تواند به‌دلیل تأثیر زیاد محیط بر اجزاء تشکیل دهنده واریانس ژنتیکی و فنوتیپی صفات مختلف باشد. بنابراین به نظر می‌رسد بررسی نحوه توارث صفات و اتخاذ راه‌کار اصلاحی مناسب برای هر شرایط محیطی ضروری باشد (Sharma *et al*., 2002).

فلود و همکاران (Flood *et al*., 2011) و رینولدز و همکاران (Reynolds *et al*., 2011) پیشنهاد کردند که انتخاب از طریق صفات فیزیولوژیک می‌تواند پتانسیل عملکرد را در گندم افزایش دهد. فولکس و همکاران (Foulkes *et al*., 2011) اظهار داشتند که بهینه‌سازی شاخص برداشت از طریق افزایش توزیع مواد برای رشد سنبله و به حداکثر رساندن تعداد دانه، یکی از راه‌کارهای مؤثر برای افزایش عملکرد است.

یکی از مهم‌ترین تغییرات ناشی از تنش خشکی، کاهش محتوای آب نسبی برگ می‌باشد. این صفت می‌تواند توانمندی گیاه در مواجهه با تنش خشکی را نشان دهد. محتوای آب نسبی برگ تحت تأثیر تنظیم اسمزی، جذب آب و میزان تعرق قرار داشته و وراثت‌پذیری بالایی را در شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد (Al-Hakimi *et al*., 1998). بر طبق گزارش بلوم و همکاران (Blum *et al*., 1989) ژنوتیپ‌هایی که بدون بستن روزنه‌های خود توانایی حفظ آب بیشتری دارند، برای مناطق خشک مناسب‌ترند و محتوای نسبی آب برگ به‌عنوان یک معیار انتخاب برای تحمل به خشکی پیشنهاد شده است. به‌طورکلی، تنش خشکی باعث کاهش محتوای نسبی آب برگ می‌شود (Molnar *et al*., 2005; Moran *et al*., 1994). در واقع محتوای نسبی آب برگ شاخص کلیدی برای درجه پسابیدگی سلول و بافت است (Silva *et al*., 2007). ارقام مقاوم گندم در شرایط تنش، محتوای نسبی آب برگ بیشتری دارند (Jiang and Huang, 2002)؛ بنابراین اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ پرچم به‌عنوان شاخص مهم در تعیین وضعیت آبی گیاه و شناسایی ارقام مقاوم به تنش کمبود آب در گندم مورد بهره‌برداری قرار می‌گیرد (Liu *et al*., 2003). شونفلد و همکاران

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

(Schonfeld *et al*., 1988) به‌دلیل وراثت‌پذیری بالای محتوای نسبی آب برگ در شرایط تنش کمبود آب این صفت را شاخص مناسب در ارزیابی و گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی معرفی کردند. از آن‌جایی‌که این صفت تحت کنترل اثرات افزایشی ژنی می‌باشد، جهت ارزیابی ارقام تحت شرایط دیم معیار مناسبی است.

برخی صفات رویشی از جمله خصوصیات برگ پرچم نیز در تحمل به تنش خشکی مؤثر تشخیص داده شده است (Parasad *et al*., 2008). یکی از خصوصیات ارقام گندم با توانایی تولید دانه بالا در شرایط تنش خشکی پایان فصل، قابلیت تجمع کربوهیدرات ذخیره‌ای در ساقه و برگ در مرحله قبل از گرده‌افشانی و انتقال آن به دانه‌ها است که نقش جبرانی در تنش خشکی را ایفا می‌کند (Golestani Araghi and Assad, 1998). برگ پرچم ارقام جدید گندم سطح و دوام بیشتری دارد و به تولید مواد فتوسنتزی مورد نیاز گندم در شرایط تنش خشکی، کمک زیادی می‌کند. تنش خشکی باعث کاهش اندازهٔ سلول‌های برگ و در نهایت کاهش سطح ویژه برگ در گندم می‌شود (Gibson and Paulsen, 1999).

گونزالو و همکاران (Gonzalev *et al*., 2010) معتقدند که تنش خشکی باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز خالص‌شده و در نهایت عملکرد دانه را کاهش می‌دهد. در اثر تنش کمبود آب در بافت‌های گیاهی، کاهش معنی‌داری در میزان فتوسنتز اتفاق می‌افتد، حفظ توان دستگاه فتوسنتز در شرایط تنش آبی عامل اصلی تحمل تنش است. واکنش گیاه به کمبود آب، بسته شدن روزنه‌ها برای جلوگیری از اتلاف آب از طریق تعرق است (Cornic, 2000; Lawlor, 1995). بسته شدن روزنه‌ها منجر به اختلال در فتوسنتز می‌شود. با کاهش گیرنده‌های الکترون و غیرفعال شدن فتوسیستم II، میزان فلورسانس اولیه افزایش می‌یابد (Baker and Horton, 1987). بیدینگر و همکاران (Bidinger *et al*., 1978) معتقدند که وراثت‌پذیری میزان هدایت روزنه‌ای معلوم نیست زیرا اندازه‌گیری آن مشکل است و حتی مقدار آن در طول روز تغییرات زیادی دارد، لذا بعید است در برنامه‌های اصلاحی کاربرد زیادی پیدا کند.

این تحقیق جهت بررسی تأثیر خشکی انتهای فصل بر روی برخی خصوصیات فیزیولوژیکی گندم و تعیین پارامترهای ژنتیکی در رقم گندم Gasspard و لاین DN11 و نسل‌های تفکیک حاصل از تلاقی این دو والد در دو شرایط محیطی نرمال و تنش انتهای فصل انجام شد.

مواد و روش‌ها

در این آزمایش از دو ژنوتیپ گندم والدی Gaspard، رقم پاییزه پر محصول ولی حساس به خشکی (Esmaeilzadeh Moghaddam *et al*., 2011) و لاین بهاره DN_{11}، با عملکرد بالاتر نسبت به Gaspard ولی متحمل به خشکی (Hassani *et al*., 2018) جهت انجام تلاقی استفاده شد و در سال های زراعی ۹۱-۱۳۹۰ و ۹۲-۱۳۹۱ نسل‌های تفکیک F_1، F_2، F_3، BC_1 و BC_2 تولید شدند.

ارزیابی نسل‌ها در مزرعه پژوهشی پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای کرج (٣٦ درجه و ٤٩ دقیقه شمال و ٥٠ درجه و ٤٤ دقیقه شرق با ارتفاع ١٢٧٥ متر از سطح دریا) در دو سال زراعی ٩٣-١٣٩٢ و ٩٤-١٣٩٣ انجام گرفت. میانگین بارندگی این ایستگاه در سال زراعی ٩٣-١٣٩٢ و ٩٤-١٣٩٣ به‌ترتیب ١٧٤/٨ و ١٦٢/٧ میلی‌متر بود. هفت نسل مورد استفاده در دو آزمایش مجزا در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در پاییز کشت شدند. نسل‌های کشت شده در بهار تحت دو شرایط آبیاری نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل مقایسه شدند. آخرین آبیاری در شرایط کمبود آب درست قبل از مرحله شروع گرده‌افشانی انجام شد؛ اما برای شرایط با آبیاری نرمال دو نوبت آبیاری بیشتر در مراحل دانه‌بندی و پر شدن دانه نیز انجام گرفت. در این آزمایش هرکدام از والدین در چهار خط، F_1 در سه خط، F_2 همراه با نسل‌های بک کراس هرکدام در چهار خط و در آخر نسل F_3 به‌صورت ٥٠ خط ٣ متری کشت شدند (٥٠ خانواده

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

(F_3). لازم به‌ذکر است که نقشه آزمایش در هر دو شرایط کشت و در هر دو سال یکسان بود. در هر خط به طول ۵۰ سانتی‌متر بذور با فاصله ۱۰ سانتی‌متر روی خط کشت شدند. برای اندازه‌گیری صفات در هر تکرار، از هرکدام از نسل‌های بدون تفرق (والدین و F_1) هرکدام ۱۰ بوته، نسل F_2 ٤٠ بوته، هرکدام از نسل‌های بک‌کراس ۲۵-۳۰ بوته و درنهایت از هرکدام از خانواده‌های F_3، ٤ تا ۵ بوته (در مجموع ۲۰۰ الی ۲۵۰ بوته) به تصادف انتخاب شد. در اندازه‌گیری صفت مربوط به ضریب هدایت روزنه‌ای به‌علت ماهیت صفات (تأثیر زیاد شرایط محیطی روی پارامترهای اندازه‌گیری شده) و زمان‌بر بودن اندازه‌گیری آن‌ها، از نسل F_3 استفاده نشد تا امکان اندازه‌گیری برای شش نسل پایه در کم‌ترین زمان، حاصل شود.

۲۰ روز پس از گرده‌افشانی سطح برگ پرچم به روش پیشنهادی مولر (Muller, 1991) از طریق رابطه زیر محاسبه شد.

مساحت برگ پرچم = طول برگ پرچم × عرض برگ پرچم × ۰/۷٤

صفت شاخص کلروفیل برگ (میزان محتوای کلروفیل) که برآورد غیرتخریبی از مقدار نسبی کلروفیل کل برگ[1] می‌باشد، ۱۵ روز پس از گرده‌افشانی در برگ پرچم پنجه اصلی به کمک دستگاه کلروفیل‌سنج همراه، مدل (Hansatech model CL01) ساخت کشور انگلستان در بازه زمانی ساعت‌های ۱۰:۰۰ تا ۱٤:۰۰ روزهای صاف و آفتابی که بیشترین و عمودی‌ترین تابش خورشیدی بر سطح زمین دریافت می‌شود، اندازه‌گیری شد.

محتوای نسبی آب برگ پرچم ۱۵ روز پس از گرده‌افشانی به‌روش ترنر (Turner, 1986) اندازه‌گیری شد. برای این منظور برگ‌ها قطع‌شده و وزن شدند تا وزن تر (FW) برگ پرچم تعیین شود، سپس برگ‌ها در آب مقطر و در دمای ٤ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲٤ ساعت قرار داده شدند و وزن برگ پس از تورژسانس (TW) نیز اندازه گرفته شد. در ادامه، برگ‌ها در آون با دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲٤ ساعت خشک شده و وزن خشک (DW) آن‌ها اندازه‌گیری شد. RWC با رابطه زیر محاسبه شد:

$$RWC=(\frac{FW-DW}{TW-DW})\times 100$$

هدایت روزنه‌ای ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی توسط دستگاه پرومتر همراه (Decagon model SC – 1) اندازه‌گیری شد.

پس از جمع‌آوری اطلاعات ابتدا آزمون نرمال بودن داده‌ها از طریق روش‌های آماری صورت گرفت. سپس تجزیه واریانس وزنی داده‌ها به‌صورت تجزیه مرکب هفت نسل برای دو شرایط آزمایشی نرمال و تنش کمبود آب انجام شد. به‌دلیل تعداد افراد متفاوت درون نسل‌ها، امکان داشت در برخی از صفات، تجزیه واریانس معمولی، اختلافات موجود بین نسل‌ها را به‌درستی نشان ندهد در این حالت عکس واریانس درون هر تکرار برای هر نسل به‌عنوان وزن آن نسل استفاده و از تجزیه واریانس وزنی استفاده شد تا به‌درستی اختلافات معنی‌دار موجود در بین نسل‌ها را نشان دهد. در تجزیه های ژنتیکی، در ابتدا کفایت مدل افزایشی غالبیت از طریق آزمون مقیاس مشترک وزنی[2] و سپس کفایت مدل با استفاده آزمون کای اسکوئر مورد بررسی قرار گرفت. تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها به‌روش کم‌ترین مربعات وزنی[3] انجام شد. با استفاده از اجزای واریانس محاسبه شده از تجزیه واریانس نسل‌ها مقادیر وراثت‌پذیری‌های عمومی و خصوصی، درجه غالبیت و انحراف غالبیت محاسبه شد. برای برآورد پارامترهای ژنتیکی به‌دلیل تفاوت واریانس‌ها در هر نسل، از روش کم‌ترین مربعات وزنی استفاده شد. محاسبات مربوط به تجزیه واریانس وزنی و مقایسات میانگین با استفاده از نرم‌افزار SAS و محاسبات مربوط به انتخاب مدل های رگرسیونی در تجزیه میانگین نسل‌ها و پارامترهای ژنتیکی با استفاده از نرم‌افزار EXCEL انجام شد.

1- Total relative chlorophyll content

2- Joint scaling test
3- Least Square weight

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب برای لاین‌های والدینی و نسل‌های حاصل از تلاقی در دو شرایط تنش کمبود آب انتهای فصل و آبیاری عادی برای صفات مورد مطالعه در جدول ١ آمده است. بین دو محیط (آبیاری عادی و تنش کمبود آب انتهای فصل) از نظر مساحت برگ پرچم اختلاف معنی‌دار وجود داشت. نتایج مقایسات میانگین کاهش معنی‌دار مساحت برگ پرچم را در شرایط تنش نشان داد. برای صفات محتوای آب نسبی، شاخص کلروفیل و ضریب هدایت روزنه کاهش مشاهده شده در شرایط تنش معنی‌دار نبود. نسل‌های مورد بررسی از لحاظ تمامی صفات اندازه‌گیری شده تنوع نشان دادند. اثر متقابل نسل × محیط برای صفات شاخص کلروفیل و ضریب هدایت روزنه‌ای معنی‌دار بود؛ به‌عبارت دیگر واکنش ژنوتیپ‌ها در دو شرایط محیطی از لحاظ این صفات یکسان نبود. بنابراین در صفاتی که اثر متقابل نسل × محیط در آن‌ها معنی‌دار نبود، اثر دو محیط را یکسان فرض کرده و کلیه داده‌ها برای انجام یک تجزیه ژنتیکی به‌کار رفت. تجزیه واریانس جداگانه برای تمامی صفات با وجود معنی‌دار نبودن اثر متقابل نسل × محیط برای برخی از صفات انجام گرفت. تجزیه‌های جداگانه با اختلاف معنی‌دار بین نسل‌ها در شرایط نرمال برای اکثر صفات فیزیولوژیک (به‌جز مساحت برگ پرچم) همراه بود. به‌همین ترتیب در شرایط تنش کمبود آب بین نسل‌ها به‌جز در صفات مساحت برگ پرچم در بقیه صفات اختلاف معنی‌دار وجود داشت (جدول ٢). میانگین نسل‌های مختلف در جدول‌های ١ و ٢ نشان داده شده است. این جدول‌ها نه‌تنها اختلاف بین نسل‌ها را نشان می‌دهند، بلکه نمایانگر تظاهر متفاوت صفات مختلف در دو محیط نیز بوده و امکان انتخاب صفات مناسب جهت گزینش در دو محیط مجزا را نیز می‌توانند فراهم کنند. در ادامه تغییرات صفات مختلف در دو شرایط محیطی، وجود اثرات متقابل و در انتها تجزیه ژنتیکی مربوط به هرصفت به‌صورت جداگانه بررسی شده است.

مساحت برگ پرچم: سطح برگ پرچم بین دو شرایط نرمال و تنش کمبود آب تفاوت معنی‌داری نشان داد (جدول ١) به‌طوری‌که در شرایط نرمال ٢٧/٣٤ و شرایط تنش ٢٣/٧٧ سانتی‌متر مربع بود. با توجه به میانگین‌های برآورد شده مشخص می‌شود که اثر سوء کمبود آب پس از گرده‌افشانی منجر به کاهش سطح برگ پرچم شده است. کاهش معنی‌دار سطح برگ پرچم احتمالاً به‌دلیل کامل نشدن رشد رویشی قبل از اعمال تنش بوده است. رشد گیاهان به مقدار زیادی از سطح برگ و فعالیت بافت‌های فتوسنتز کننده تبعیت می‌کند و در بسیاری از موارد سرعت رشد برگ، مهم‌ترین عامل تعیین‌کننده تولید در گیاه به‌شمار می‌رود (Liang *et al.*, 2002). انعطاف‌پذیری توسعه سطح برگ یک صفت مفید بوده و به گیاه اجازه می‌دهد طی مراحل رویشی آب را حفظ کند به‌طوری‌که این آب می‌تواند بعداً در مراحل تشکیل دانه مورد استفاده قرار گیرد، اما کاهش بیش از حد سطح برگ باعث محدودیت عملکرد می‌شود؛ زیرا در اکثر گیاهان زراعی که دارای رشد محدود هستند یک ارتباط نزدیک بین سطح برگ و تعداد دانه‌ها وجود دارد. ساده‌ترین شکل کاهش سطح برگ، لوله شدن، تا خوردن و پژمردگی برگ‌ها در زمان وقوع تنش آب است (Blum and Jordan, 1985). گل‌آبادی و همکاران (Golabadi *et al.*, 2007) تأثیر تنش کمبود آب اعمال شده در مرحله زایشی را در مساحت برگ پرچم گزارش کرده‌اند. راسکیو و همکاران (Rascio *et al.*, 1998) نشان دادند که در ژنوتیپ‌های گندم با افزایش شدت تنش خشکی سطح برگ پرچم کاهش می‌یابد. یاداو و همکاران (Yadav *et al.*, 2001) گزارش مشابهی را مبنی بر کاهش سطح برگ پرچم در اثر کاهش مقدار آب خاک ارائه کردند.

نتایج تجزیه‌های جداگانه مربوط به هر محیط (جدول ٢) نشان می‌دهد که در شرایط تنش بین نسل‌ها اختلاف معنی‌دار وجود ندارد و مقایسات میانگین نیز این اختلاف را نشان نمی‌دهد ولی در شرایط نرمال اختلاف معنی‌داری بین نسل‌ها مشاهده می‌شود.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب در دو سال و دو شرایط محیطی همراه با مقایسات میانگین محیط‌ها و نسل‌ها

Table 1. Combined variance analysis in two years and two environmental conditions along with the meanings of the environment and generations

منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی d.f	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance	درجه آزادی d.f	شاخص کلروفیل Chlorophyll index	محتوای آب نسبی Relative water content	مساحت برگ پرچم Flag leaf area
سال (Year)	1	13.45	1	0.52	1.06	2.74
شرایط (Condition)	1	4.17	1	0.06	0.33	3.92*
سال × شرایط (Year× Condition)	1	1.95	1	0.004	0.0001	0.08
خطا (Error)	8	3.89	8	0.63	0.29	0.72
نسل (Generation)	5	6.06**	6	1.26**	0.21**	0.68**
نسل × سال (Generation × Year)	5	2.78**	6	1.15**	0.011	0.33**
نسل × شرایط (Generation × Condition)	5	1.06*	6	1.41**	0.057	0.19
نسل × سال × شرایط (Generation × Condition × Year)	5	0.56	6	0.69	0.057	0.17
خطا (Error)	20	0.43	48	0.3	0.034	0.22
ضریب تغییرات ٪ (CV%)		1.47		1.55	22.6	1.86
مقایسه میانگین بین دو شرایط در صفات فیزیولوژیک Comparison of mean of two conditions in physiological traits						
تنش کمبود آب (Water deficit stress)		40.15 a		34.88 a	0.809 a	23.77 b
آبیاری نرمال (Normal irrigation)		50.26 a		35.88 a	0.833 a	27.34 a
مقایسه میانگین بین نسل‌ها در صفات فیزیولوژیک Comparison of the mean of generations in physiological traits						
Gaspard		34.08 c		37.06 c	0.838 a	24.3 ab
DN_{11}		44.1 b		34.24 ab	0.766 b	26.6 ab
F_1		47.01 b		36.04 abc	0.83 a	27.6 a
F_2		49.94 b		33.1 bc	0.846 a	24.05 b
F_3				33.99 bc	0.822 a	24.8 b
BC_1		64.18 a		33.03 bc	0.815 a	24.6 b
BC^2		63.45 a		38.21 a	0.841 a	26.2 ab

** و *: به ترتیب، معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد

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

در صفت هدایت روزنه‌ای تعداد نسل‌های مورد بررسی نسبت به صفات دیگر کمتر بود به همین دلیل درجه آزادی برای این صفت تفاوت دارد.

In the stomatal conductance, the number of generations studied was lower than other traits, so the degree of freedom for this trait is different.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

جدول ٢- تجزیه واریانس مرکب دو سال همراه با مقایسات میانگین نسل‌ها در شرایط تنش کمبود آب

Table 2. Combined variance analysis in two years along with the meanings of the environment and generations

منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی d.f	هدایت روزنه ای Stomatal conductance		درجه آزادی d.f	شاخص کلروفیل Chlorophyll index		محتوای آب نسبی Relative water content		مساحت برگ پرچم Flag leaf area	
		تنش کمبود آب WDS	آبیاری معمولی NI		تنش کمبود آب WDS	آبیاری معمولی NI	تنش کمبود آب WDS	آبیاری معمولی NI	تنش کمبود آب WDS	آبیاری معمولی NI
سال (Year)	1	14.99**	2.25	1	0.279	1.227	0.503	0.559	0.955	1.84
خطا (Error)	4	0.44	7.23	4	0.889	0.267	0.42	0.171	0.277	1.06
نسل (Generation)	5	5.82**	1.81**	6	1.101*	1.679**	0.204**	0.057*	0.469	0.39
نسل × سال (Generation × Year)	5	3.09**	1.065*	6	1.137*	0.744**	0.034	0.035	0.217	0.33
خطا (Error)	20	0.54	0.32	24	0.398	0.209	0.046	0.023	0.25	0.204
ضریب تغییرات ٪ (CV%)		1.83	1.13		1.8	1.27	26.5	18.2	2.1	1.65
مقایسه میانگین بین نسل‌ها در صفات فیزیولوژیک Comparison of the mean of generations in physiological traits										
Gaspard		30.4 c	38.75 c		34.24 ab	40.68 a	0.845 a	0.832 a	22.08 a	26.9 ab
DN_{11}		36.32 bc	51.91 b		33.09 b	35.22 bc	0.74 b	0.787 b	24.6 a	28.09 ab
F_1		41.02 bc	55.7 ab		36.69 ab	35.21 bc	0.811 a	0.85 a	25.33 a	29.21 a
F_2		47.48 b	53.1 b		32.24 b	34.08 bc	0.84 a	0.85 a	23.02 a	24.95 b
F_3					32.7 b	35.01 bc	0.808 a	0.84 a	23.7 a	26.07 ab
BC_1		63.46 a	65.76 a		36.78 ab	31.53 c	0.782 ab	0.848 b	23.86 a	25.46 b
BC_2		66.08 a	61.85 ab		39.73 a	36.7 b	0.84 a	0.843 a	25.75 a	26.63 b

** و *: به ترتیب، معنی‌دار در سطح احتمال ١ و ٥ درصد

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

در صفت هدایت روزنه‌ای تعداد نسل‌های مورد بررسی نسبت به صفات دیگر کمتر بود به همین دلیل درجه آزادی برای این صفت تفاوت دارد

In the stomatal conductance, the number of generations studied was lower than other traits, so the degree of freedom for this trait is different

با توجه به معنی‌دار نشدن اثر متقابل نسل × محیط و وجود اختلاف بین نسل‌ها در تجزیه مرکب، تجزیه ژنتیکی برای مجموع دو شرایط محیطی انجام شد. معنی‌دار شدن برخی آزمون‌های انفرادی کفایت مدل افزایشی-غالبیت و از طرفی، معنی‌دار شدن آزمون X^2 در برازش مدل سه پارامتری حاکی از ناکافی بودن مدل افزایشی-غالبیت برای توجیه تغییرات ژنتیکی بود و نشان از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت داشت (جدول ٣). در تجزیه میانگین نسل‌ها با برازش مدل‌های مختلف، مدل پنج پارامتری (m-d-i-j-l) بهترین برازش را برای این صفت نشان داد. در این مدل تمامی پارامترها به‌جز پارامتر i معنی‌دار بودند. اثرات متقابل افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت وارد مدل شده و معنی‌دار هستند. معنی‌دار شدن اثر متقابل افزایشی × غالبیت نشان می‌دهد که این نوع اپیستازی با گزینش تحت شرایط خودگشنی قابل تثبیت نمی‌باشد. محاسبه اجزای واریانس نسل‌ها نشان می‌دهد که واریانس غالبیت از واریانس افزایشی بیشتر است، مقدار منفی کوواریانس افزایشی × غالبیت حاکی از آن است که ژن‌های غالب اکثراً در والد Gaspard قرارگرفته‌اند که مقدار کمتری از صفت مورد نظر را نشان می‌دهد. درجه غالبیت بیشتر از یک بوده که نشان‌دهنده فوق‌غالبیت یا غالبیت کاذب است. وراثت‌پذیری عمومی متوسط به بالا (٠/٥٩) ولی وراثت‌پذیری خصوصی پایین (٠/١) بود و این اختلاف دو وراثت‌پذیری بیانگر تاثیر بیشتر اثرهای غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است. با توجه به بیشتر از یک بودن درجه غالبیت و اثبات وجود اثر فوق‌غالبیت به نظر می‌رسد که در اصلاح این صفت گزینش ابتدایی موثر نباشد و بهتر است که از روش‌های دیگری مثل گزینش بعد از دورگ‌گیری استفاده شود.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

جدول ۳- تجزیه ژنتیکی برای صفت مساحت برگ پرچم

Table 3. Genetic analysis for flag leaf area attributes

آزمون سه پارامتری (X^2) (X²) Three-parameter test	آزمون های کفایت مقیاس Joint scaling test			
	D	C	B	A
22.3**	-0.19 ± 1.17	-6.46** ± 1.97	0.56 ± 1.05	-3.51* ± 1.14

تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از کم‌ترین مربعات وزنی

Generation means analysis using least squares weight

l	j	i	h	d	M	$\overline{R^2}$	R^2	X^2 (df)
2.7** ± 0.47	-4.12** ± 1.42	0.52 ± 0.33		0.93** ± 0.29	27.8** ± 0.14	0.84	0.9	2.6 (1)

محاسبه اجزای واریانس با استفاده از کم‌ترین مربعات وزنی

Calculation of variance components using least squares weight

انحراف غالبیت (Dfd)	درجه غالبیت (Dd)	وراثت‌پذیری خصوصی (H^2_n)	وراثت‌پذیری عمومی (H^2_b)	واریانس فنوتیپی (V_P)	واریانس ژنتیکی (V_G)	واریانس افزایش در غالبیت (V_{AD})	واریانس غالبیت (V_D)	واریانس افزایشی (V_A)	واریانس محیطی (V_E)
-0.45	2.27	0.1	0.59	59.44	34.9	-5.87	29.25	5.65	24.54

** و *: به ترتیب، معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد

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

V_E، V_A، V_D، V_{AD}، V_G، V_P، H^2_b، H^2_n، Dd و Dfd: به‌ترتیب، واریانس محیطی، واریانس افزایشی، واریانس غالبیت، واریانس افزایشی و غالبیت، واریانس ژنتیکی، واریانس فنوتیپی، وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی، درجه غالبیت و انحراف ازغالبیت

V_E, V_A, V_D, V_{AD}, V_G, V_P, H^2_b, H^2_n, Dd and Dfd: Environment variance, Additive variance, Dominance variance, Additive dominanance variance, Genotypic variance, Phenotypic variance, Broad sense heritability, Narrow sense heritability, Degree of dominance, Deviation from dominance, respectively

محتوای نسبی آب: در صفت محتوای نسبی آب برگ اختلاف معنی‌داری بین دو محیط نرمال و تنش کمبود آب وجود داشت، ولی تنش کمبود آب باعث کاهشی در حدود ۳ درصد در محتوای نسبی آب برگ در نسل‌های مورد مطالعه شد (جدول ۳). کاهش محتوای نسبی آب برگ در اثر کمبود آب با نتایج تحقیقات قبلی (Soleimani *et al*., 2014; Lonbani and Arzani, 2011) مطابقت دارد. شونفلد و همکاران (Schonfeld *et al*.,1988) اظهار کردند، با افزایش تنش کمبود آب در گندم محتوای نسبی آب برگ کاهش پیدا می‌کند و معمولاً ولی نه همیشه ارقام مقاوم به خشکی به‌دلیل همبستگی بالای مقاومت به خشکی با این صفت دارای محتوای نسبی آب برگ بالاتری در شرایط تنش کمبود آب هستند (Colom and Vazzana, 2003). راسکیو و همکاران (Rascio *et al*., 1998) نشان دادند که در ژنوتیپ‌های گندم با افزایش شدت تنش خشکی مقدار آب نسبی اندام هوایی گیاه کاهش می‌یابد. ممکن است عدم معنی‌دار شدن اختلاف بین دو محیط به‌دلیل تاثیر اندک تنش کمبود آب انتهای فصل باشد. محتوای نسبی آب مناسب‌ترین روش اندازه‌گیری مقدار آب در بافت‌های گیاه بوده و یکی از معیارهای انتخاب مناسب در زمینه تنش خشکی است. مقادیر بالاتر این صفت به این مفهوم است که گیاه توانسته روابط آبی خود را در شرایط تنش بهبود بخشد. از سوی دیگر به‌دلیل سهولت، سرعت و دقت اندازه‌گیری می‌توان از آن به‌عنوان یک معیار انتخاب مناسب در برنامه‌های گزینش به‌ویژه در نسل‌های مقدماتی که حجم مواد مورد بررسی زیاد است استفاده نمود (Slafer and Araus, 1988). ارقام مقاوم گندم در شرایط تنش، محتوای نسبی آب بیشتری نسبت به ارقام حساس به خشکی دارند و تنش خشکی به‌طور نسبی پتانسیل آب برگ و محتوای نسبی آب برگ را کاهش می‌دهد (Molnar *et al*., 2005). راسکیو و همکاران (Rascio *et al*., 1998) گزارش کردند که در ژنوتیپ‌های مختلف گندم با افزایش شدت تنش خشکی، سطح برگ و مقدار نسبی آب برگ گیاه کاهش می‌یابد. در واقع محتوای نسبی آب شاخص کلیدی جهت درجه پسابیدگی سلول و بافت است (De Marcelo *et al*., 2007)؛ بنابراین اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ پرچم، به‌عنوان شاخصی مهم در تعیین

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

وضعیت آبی گیاه و شناسایی ارقام مقاوم به تنش خشکی توصیه شده است (Liu *et al*., 2003). نتایج تحقیقات مشخص کرده‌اند ژنوتیپ‌هایی که از وضعیت آبی بهتری برخوردار باشند و محتوای نسبی آب بالاتری داشته باشند از فتوسنتز و تعرق بالاتری نیز برخوردار بوده (Chandrasekar *et al*., 2000; Merah, 2001)، مقاومت بیشتری به خشکی داشته و در نهایت عملکرد بیشتری در شرایط تنش خواهند داشت (Lafitte, 2002).

با توجه به معنی‌دار نشدن اثر متقابل نسل × محیط و معنی‌دار شدن اختلاف بین نسل‌ها در تجزیه مرکب، تجزیه ژنتیکی با استفاده از اطلاعات حاصل از دو محیط به‌صورت یک تجزیه واحد انجام شد. معنی‌دار شدن آزمون‌های انفرادی کفایت مدل افزایشی-غالبیت و معنی‌دار شدن آزمون X^2 در برازش مدل سه پارامتری حاکی از ناکافی بودن مدل افزایشی-غالبیت برای توجیه تغییرات ژنتیکی بود (جدول ٣). با برازش مدل‌های مختلف، مدل پنج پارامتری (m-d-h-j-l) بهترین برازش را برای این صفت نشان داد. تمامی پارامترهای وارد شده به مدل معنی‌دار بودند. علامت مخالف h و l نشان‌دهنده اپیستازی از نوع مضاعف می‌باشد. این شکل از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن سبب اختلال در فرایند انتخاب می‌گردد و نشان از پیچیدگی توارث این صفت دارد. معنی‌دار شدن j نشان می‌دهد که این نوع اپیستازی با گزینش تحت شرایط خودگشنی قابل تثبیت نمی‌باشد. منفی بودن علامت d نشان می‌دهد که آلل های کاهنده محتوی نسبی آب غالب می‌باشند. تجزیه واریانس نسل‌ها نشان می‌دهد که واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت بزرگ‌تر است. برآورد وراثت‌پذیری عمومی صفت نشان‌دهنده نقش بیشتر اثر ژنتیکی در کنترل این صفت می‌باشد. محاسبه وراثت‌پذیری خصوصی و مقایسه آن با وراثت‌پذیری عمومی بیانگر این مطلب است که اثر افزایشی سهم بیشتری نسبت به اثر غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی صفت دارد که با نتایج حاصل از محاسبه درجه غالبیت نیز مطابقت دارد. این نتایج در تجزیه‌های ژنتیکی جداگانه برای هر کدام از محیط‌ها نیز به‌دست آمد.

شونفلد و همکاران (Schonfeld *et al*., 1988) و کومار و شارما (Kumar and Sharma, 2007) نیز اثرات افزایشی را در کنترل صفت محتوای نسبی آب مؤثر دانسته‌اند. اسلام (Islam, 1998) مشاهده کرد که برای صفت محتوای نسبی آب برگ و پایداری غشاء (تراوش یونی)، جزء افزایشی واریانس مهم‌تر از جزء غیرافزایشی در شرایط تنش رطوبتی بود. پودینه و نارویی‌راد (Poodineh and Naroui Rad, 2015) هر دو اثرات افزایشی و غیرافزایشی را در کنترل محتوای نسبی آب برگ مؤثر دانسته‌اند. فرشادفر و امیری (Farshadfar and Amiri, 2015) اثرات افزایشی و غیرافزایشی معنی‌دار برای محتوای نسبی آب برگ را با تأکید بر نقش بیشتر اثرات افزایشی گزارش کردند. شونفلد و همکاران (Schonfeld *et al*., 1988) و مراه (Merah, 2001)، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی محتوای نسبی آب در گندم در شرایط تنش را بالا ذکر کرده اند و به‌همین دلیل این صفت را شاخص مفید و مناسبی در ارزیابی و گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی معرفی کرده‌اند. از آن‌جایی‌که میزان وراثت‌پذیری صفات بیشتر به نوع اثر ژن‌ها مرتبط بوده و اثر افزایشی ژن‌ها، بیشترین نقش را در وراثت‌پذیری صفات دارد (Falconer and Mackay, 1996)، سهم بیشتر اثرات افزایشی در صفاتی هم‌چون محتوای نسبی آب برگ می‌تواند استفاده از آن را در برنامه‌های اصلاحی گندم برای مقاومت به خشکی پیشنهاد نماید؛ به‌خصوص در نسل‌های اولیه تفکیک که تعداد بوته کافی برای ارزیابی مستقیم عملکرد موجود نمی‌باشد. در کل با توجه به نتایج تحقیق حاضر می‌توان اظهار داشت که در جمعیت مورد مطالعه، با توجه به وجود تنوع ژنتیکی کافی در مورد محتوای نسبی آب برگ و کنترل آن از طریق اثرات افزایشی و در نتیجه بالا بودن وراثت‌پذیری خصوصی این صفت، گزینش برای آن مثمر ثمر بوده و می‌توان با گزینش بر مبنای آن، بهبود تحمل به خشکی آخر فصل در جمعیت مورد نظر را انتظار داشت.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

جدول ٤- تجزیه ژنتیکی برای صفت محتوای نسبی آب

Table 4. Genetic analysis for Relative water content

آزمون سه پارامتری (X^2) Three-parameter test (X^2)	آزمون های کفایت مقیاس Joint scaling test			
	D	C	B	A
25.43^{**}	0.0155 ± 0.016	0.047 ± 0.029	$0.0266^{*} \pm 0.012$	$0.064^{**} \pm 0.013$

تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از کم‌ترین مربعات وزنی

Generation means analysis using least squares weight

l	j	i	h	D	M	$\overline{R^2}$	R^2	X^2 (df)
$0.07^{**} \pm 0.02$	$0.036^{*} \pm 0.015$		$0.099^{**} \pm 0.01$	$0.038^{**} \pm 0.004$	$0.797^{**} \pm 0.003$	0.81	0.94	5.1(1)

محاسبه اجزای واریانس با استفاده از کم‌ترین مربعات وزنی

Calculation of variance components using least squares weight

انحراف غالبیت (Dfd)	درجه غالبیت (Dd)	وراثت‌پذیری خصوصی (H^2_n)	وراثت‌پذیری عمومی (H^2_b)	واریانس فنوتیپی (V_P)	واریانس ژنتیکی (V_G)	واریانس افزایش در غالبیت (V_{AD})	واریانس غالبیت (V_D)	واریانس افزایشی (V_A)	واریانس محیطی (V_E)
-0.19	0.66	0.4	0.59	0.00785	0.0046	-0.0004	0.0014	0.0032	0.0033

** و *: به ترتیب، معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد

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

V_E، V_A، V_D، V_{AD}، V_G، V_P، H^2_b، H^2_n، Dd و Dfd: به‌ترتیب، واریانس محیطی، واریانس افزایشی، واریانس غالبیت، واریانس افزایشی و غالبیت، واریانس ژنتیکی، واریانس فنوتیپی، وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی، درجه غالبیت و انحراف ازغالبیت

V_E, V_A, V_D, V_{AD}, V_G, V_P, H^2_b, H^2_n, Dd and Dfd: Environment variance, Additive variance, Dominance variance, Additive dominanance variance, Genotypic variance, Phenotypic variance, Broad sense heritability, Narrow sense heritability, Degree of dominance, Deviation from dominance, respectively

شاخص کلروفیل: شاخص کلروفیل در شرایط تنش آبی انتهای فصل کاهش یافته است ولی این کاهش معنی‌دار نبود (جدول ۱). میانگین شاخص کلروفیل در شرایط تنش کمبود آب ۳٤/۸۸ و در شرایط آبیاری عادی ۳۵/۸۸ بود. کاهش شاخص کلروفیل در اثر تنش کمبود آب توسط بروک و همکاران (Bruck *et al*., 2000) و گنجی ارجناکی و همکاران (Ganji Arjenaki *et al*., 2012) نیز گزارش شده است. فتوسنتز به‌عنوان یکی از فرآیندهای مهم فیزیولوژیکی گیاه است و شدت آن در شرایط کم‌آبی کاهش می‌یابد و حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند (Guseynova *et al*., 2006; Castrillo and Calcagno, 1989). محتوای کلروفیل برگ‌ها یکی از عوامل کلیدی در تعیین شدت فتوسنتز و تولید ماده خشک می‌باشد (Ghosh *et al*., 2004)، به‌طوری‌که از غلظت کلروفیل برگ به‌عنوان یک شاخص برای ارزیابی قدرت منبع یاد می‌شود (Herzog, 1986) و لذا کاهش در آن در شرایط تنش آبی می‌تواند به‌عنوان یک عامل محدودکننده غیرروزنه‌ای در کاهش کارایی سطح برگ به‌حساب آید. شواهدی در دست است مبنی‌بر این‌که تنش آبی میزان کلروفیل برگ را کاهش می‌دهد (Majumdar *et al*., 1991; Kuroda *et al*., 1990) در حالی‌که در تحقیقاتی دیگر چنین کاهشی در کلروفیل در شرایط تنش مشاهده نشده است (Hamada and El-Beially, 2003). از جمله دلایلی که برای کاهش محتوای کلروفیل در شرایط تنش خشکی عنوان شده می‌توان به تخریب غشاهای تیلاکوئیدهای کلروپلاست و اکسیداسیون نوری کلروفیل در اثر افزایش فعالیت گونه‌های فعال اکسیژن (Ashraf *et al*., 1994; Moran *et al*., 1994; Alonso *et al*., 2001) و افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز (Huffaker *et al*., 1970) اشاره کرد. ترحمی و همکاران (Tarahomi *et al*., 2010) گزارش کردند که کم‌آبی باعث ایجاد اختلال در سیستم‌های آنزیمی کاهش دهنده فعالیت اکسیژن‌های فعال، افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها و در نتیجه خسارت به غشای سلولی و تخریب رنگ‌دانه‌ها می‌گردد. هم‌چنین با افزایش مقدار برخی از تنظیم کننده‌های رشد نظیر اتیلن و آبسیزیک اسید در اثر تنش خشکی فعالیت کلروفیلاز تحریک می‌شود (Draikewicz, 1994). از دست رفتن

www.SID.ir

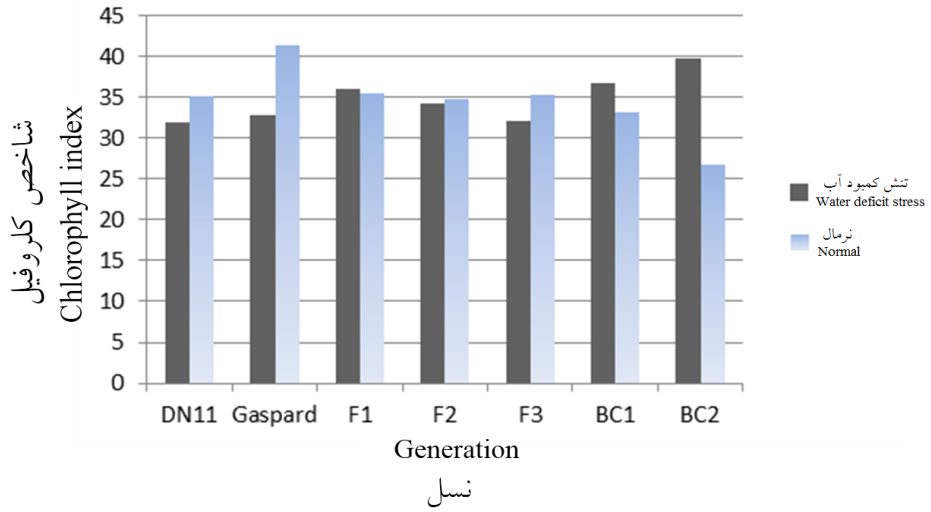
Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

کلروفیل در شرایط تنش خشکی می‌تواند جنبه سازگاری داشته باشد چون با کاهش کلروفیل، الکترون برانگیخته شده طی فتوسنتز کاهش یافته و به‌دنبال آن خسارت‌های ناشی از تشکیل بنیان‌های آزاد اکسیژن کاهش می‌یابد (Kranner *et al.*, 2002). بیشاپ و باگبی (Bishop and Bugbee, 1998) نشان دادند که ارقام پاکوتاه گندم سطح برگ پرچم کوچک‌تر، غلظت کلروفیل بیشتر و ظرفیت تبادل خالص CO_2 بیشتری در مقایسه با ارقام پابلند دارند. پسارکلی (Pessarkli, 1999) گزارش نمود که دوام فتوسنتز و حفظ غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش از جمله شاخص‌های فیزیولوژیک تحمل خشکی است. سی‌وسه مرده و همکاران (Siosemardeh *et al.*, 2003) در بررسی ارقام گندم، تفاوت غیرمعنی‌داری در بین ارقام از نظر میزان کلروفیل گزارش نمود. ممنوعی و سید شریفی (Mamnoei and Seyed Sharifi, 2010) و گنجی ارجناکی و همکاران (Ganji Arjenaki *et al.*, 2012) عدد کلروفیل را معیار مناسبی برای انتخاب در برنامه‌های اصلاحی گندم دانسته‌اند. گریگرسن و هولم (Gregersen and Holm, 2007) اظهار داشتند که طی تنش خشکی محتوای کلروفیل کاهش می‌یابد و ارقام دارای محتوای کلروفیل بالاتر، مقاومت بیشتری در شرایط تنش از خود نشان می‌دهند.

با توجه به معنی‌دار شدن اثر متقابل نسل × محیط مشخص می‌شود که روند تغییرات نسل‌های مختلف در دو محیط یکسان نیست. شکل ١ روند تغییرات میانگین نسل‌ها در دو شرایط نرمال و تنش را نشان می‌دهد. این اثر متقابل عمدتاً به‌خاطر واکنش متفاوت والدین و نسل‌های حاصل از تلاقی برگشتی (عمدتاً Gaspard و BC_2) در دو محیط معنی‌دار به‌دست آمده است و نسل‌های حاصل از تلاقی برگشتی برعکس نسل‌های والدینی در شرایط تنش میزان بیشتری از شاخص کلروفیل را نشان می‌دهند. هم‌چنین نتایج حاصل از مقایسات میانگین‌ها (در تجزیه‌های جداگانه مربوط به هر محیط) مشخص می‌کند که طی شرایط نرمال و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی، اختلاف معنی‌داری از لحاظ شاخص کلروفیل در بین نسل‌های مورد مطالعه وجود دارد (جدول ٢)؛ به‌همین دلیل برای هر کدام از محیط‌ها تجزیه ژنتیکی به‌صورت جداگانه انجام شد.

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها (جدول ٥) نشان داد که در هر دو شرایط محیطی، معنی‌دار شدن برخی آزمون‌های کفایت مدل افزایشی–غالبیت و هم‌چنین آزمون X^2 در برازش مدل سه پارامتری نشان دهنده وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت است.



شکل ١– روند تغییرات میانگین نسل‌ها برای شاخص کلروفیل در دو شرایط محیطی

Figure 1. Changes in generations means for chlorophyll index in two environmental conditions

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

در هر دو شرایط محیطی مدل پنج پارامتری (m-d-h-i-l) بهترین برازش را برای این صفت نشان می‌دهند. در محیط تنش کمبود آب پارامتر d غیرمعنی‌دار است. وضعیت اثر غالبیت در دو شرایط محیطی متفاوت است به‌نحوی که در شرایط تنش علامت مثبت حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش شاخص کلروفیل و در شرایط نرمال علامت منفی حاکی از غالبیت نسبی در جهت کاهش شاخص کلروفیل است. علامت متضاد d و i در شرایط نرمال نشان‌دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفت است یعنی اثر افزایشی در جهت کاهش و اثر افزایشی در افزایشی در جهت افزایش شاخص کلروفیل عمل می‌کنند. تجزیه واریانس نسل‌ها نشان می‌دهد که در شرایط نرمال واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت می‌باشد در حالی‌که در شرایط تنش واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی است. این وضعیت موافق نتایج حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها می‌باشد. هم‌چنین برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی نشان می‌دهد که در شرایط نرمال وراثت‌پذیری عمومی در حد متوسطی قرار دارد (۰/۵۲) و از طرفی اختلاف کمی نیز با وراثت‌پذیری خصوصی (۰/۳۷) نشان می‌دهد بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که اثر افزایشی سهم بالایی از واریانس ژنتیکی را در این شرایط به خود اختصاص می‌دهد. درجه غالبیت نیز کمتر از یک بوده که نشان از غالبیت نسبی می‌باشد. با توجه به میزان بالای واریانس محیطی در هر دو محیط که به‌دلیل وجود اثرات متقابل نسل × سال منطقی به‌نظر می‌رسد، برای اصلاح این صفت در شرایط نرمال، گزینش در نسل‌های اولیه ممکن است مؤثر باشد ولی در شرایط تنش وراثت‌پذیری عمومی نسبتاً بالاست (۰/٦٨) و اختلاف زیادی با وراثت‌پذیری خصوصی (۰/١٤) دارد که نشان‌دهنده تأثیر زیاد اثر غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفت در شرایط تنش است. شایان و همکاران (Shayan *et al.*, 2017) در مطالعه توارث میزان کلروفیل در شرایط تنش خشکی و نرمال در گندم نشان دادند که در هر دو شرایط وراثت‌پذیری عمومی بالا ولی وراثت‌پذیری خصوصی پایین است. با توجه به بیشتر از یک بودن درجه غالبیت در شرایط تنش و اثبات وجود اثر فوق‌غالبیت به‌نظر می‌رسد که در اصلاح این صفت گزینش ابتدایی مؤثر نباشد و بهتر است که از گزینش در نسل‌های انتهایی استفاده شود.

ضریب هدایت روزنه‌ای: تنش کمبود آب باعث تغییر معنی‌دار در ضریب هدایت روزنه‌ای در دو محیط نشده است. این می‌تواند به‌دلیل تاثیر اندک مدت زمان وقوع تنش در این صفت در طی دوره رشد باشد. یوردانو و همکاران (Yordanov *et al.*, 2000) اظهار نمودند، کاهش در فتوسنتز به‌علت تنش خشکی بیشتر ناشی از کاهش هدایت روزنه‌ای است. افزایش در تراکم روزنه و کاهش در طول روزنه به‌عنوان نشانه‌ای از سازگاری گیاه به تنش خشکی مطرح شده است (Maes *et al.*, 2009). تنظیم اسمزی یکی از اجزای مهم مکانیسم‌های تحمل خشکی در گیاهان است (Subbarao *et al.*, 2000) و در شرایط کم‌آبی از طریق تنظیم روزنه‌ای و تنظیم دستگاه فتوسنتزی به حفظ فتوسنتز کمک می‌کند (Shangguan *et al.*, 1999). المسلمانی و همکاران (Almeselmani *et al.*, 2011) اظهار داشتند که میان واریته‌های مختلف گندم در مراحل مختلف رشد از نظر محتوای نسبی آب برگ تفاوت معنی‌داری وجود دارد و میزان محتوای نسبی آب در واریته‌های حساس بیشتر کاهش می‌یابد. تفاوت در میزان محتوای نسبی آب ممکن است به تفاوت توانایی واریته‌ها در جذب بیشتر آب از خاک و یا توانایی کنترل تلفات آب از طریق روزنه‌ها باشد. هم‌چنین این تفاوت ممکن است ناشی از تفاوت توانایی واریته‌ها در تنظیم اسمزی جهت حفظ فشار تورگری بافت‌ها و متعاقباً فعالیت‌های فیزیولوژیک باشد. تعداد روزنه‌ها در واحد سطح و اندازه آن‌ها نقش بسیار مهمی در تبادلات گازی گیاه دارد (Hetherington and Woodward, 2003).

اثر متقابل نسل × محیط معنی‌دار بود. شکل ۲ روند تغییر نسل‌ها را در دو محیط نرمال و تنش نشان می‌دهد. تغییر این صفت در نسل‌های در حال تفکیک نسبت به والدین و نسل F_1 در دو شرایط محیطی به‌ویژه در شرایط تنش کمبود آب معنی‌دار به‌دست آمده است و نسل‌های در حال تفرق در شرایط تنش ضریب هدایت روزنه بیشتری را نشان دادند.

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

جدول ٥- تجزیه ژنتیکی برای صفت شاخص کلروفیل

Table 5. Genetic analysis for Chlorophyll Index

	آزمون سه پارامتری (X^2) Three-parameter test (X^2)	آزمون های کفایت مقیاس Joint scaling test			
		D	C	B	A
1	71.7^{**}	$-6.53^{**} \pm 2.31$	4.63 ± 3.8	$10.79^{**} \pm 1.71$	$6.04^{**} \pm 2.22$
2	16.4^{**}	-3.7 ± 2.11	$-8.8^{*} \pm 3.6$	-3.2 ± 1.7	$-0.73^{*} \pm 1.7$

تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از کم‌ترین مربعات وزنی

Generation means analysis using least squares weight

	l	J	i	h	d	M	$\overline{R}^2$	R^2	X^2 (df)
1	$24^{**} \pm 3.3$		$7.6^{*} \pm 0.97$	$35.8^{**} \pm 3.93$	$-0.78^{**} \pm 0.47$	$24.7^{**} \pm 0.92$	0.89	0.96	1.5(1)
2	$15.8^{**} \pm 3$		$2.14^{*} \pm 0.86$	$-7.73^{**} \pm 3.4$	$-3.55^{**} \pm 0.5$	$36.97^{**} \pm 0.8$	0.96	0.98	0.1(1)

محاسبه اجزای واریانس با استفاده از کم‌ترین مربعات وزنی

Calculation of variance components using least squares weight

	انحراف غالبیت (Dfd)	درجه غالبیت (Dd)	وراثت‌پذیری خصوصی (H^2_n)	وراثت‌پذیری عمومی (H^2_b)	واریانس فنوتیپی (V_P)	واریانس ژنتیکی (V_G)	واریانس افزایش در غالبیت (V_{AD})	واریانس غالبیت (V_D)	واریانس افزایشی (V_A)	واریانس محیطی (V_E)
1	-1.31	1.99	0.14	0.68	95.49	64.73	-33.93	51.74	12.99	30.76
2	0.18	0.63	0.37	0.52	69.97	37.67	2.89	9.9	24.88	32.3

** و *: به ترتیب، معنی‌دار در سطح احتمال ١ و ٥ درصد

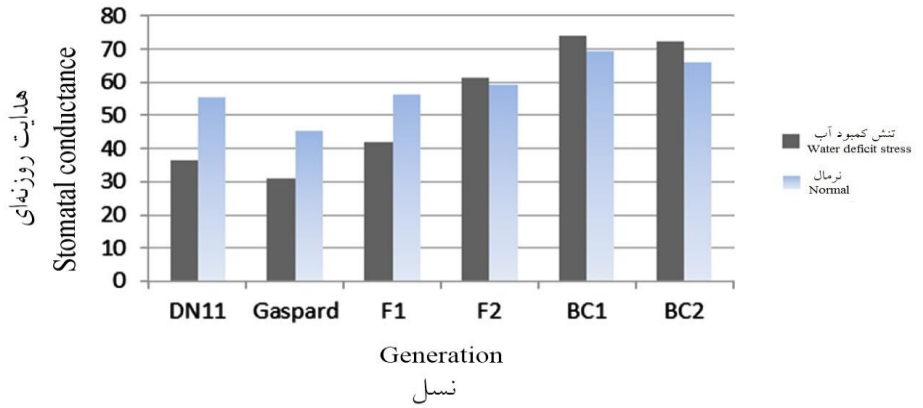
** and *: Significant at 1% and 5% probability levels, respectively

V_E، V_A، V_D، V_{AD}، V_G، V_P، H^2_b، H^2_n، Dd و Dfd: به‌ترتیب، واریانس محیطی، واریانس افزایشی، واریانس غالبیت، واریانس افزایشی و غالبیت، واریانس ژنتیکی، واریانس فنوتیپی، وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی، درجه غالبیت و انحراف ازغالبیت

V_E, V_A, V_D, V_{AD}, V_G, V_P, H^2_b, H^2_n, Dd and Dfd: Environment variance, Additive variance, Dominance variance, Additive dominanance variance, Genotypic variance, Phenotypic variance, Broad sense heritability, Narrow sense heritability, Degree of dominance, Deviation from dominance, respectively

١ و ٢: به ترتیب شرایط تنش کمبود آب و نرمال

1 and 2: Water deficit and normal conditions, respectively



شکل ٢- روند تغییر میانگین نسل‌ها برای ضریب هدایت روزنه در دو شرایط محیطی

Figure 2. Changes in generations means for stomatal conductance in two environmental conditions

نتایج حاصل از مقایسات میانگین‌ها (در تجزیه‌های جداگانه مربوط به هر محیط) مشخص می‌کند که طی شرایط نرمال و تنش کم‌آبی پس از گرده‌افشانی، اختلاف معنی‌داری از لحاظ ضریب هدایت روزنه‌ای در بین نسل‌های مورد مطالعه وجود دارد (جدول ٢).

با توجه به نتایج تجزیه ژنتیکی در هر دو شرایط محیطی (جدول ٦)، معنی‌دار شدن برخی آزمون‌های انفرادی کفایت مدل افزایشی-غالبیت و هم‌چنین آزمون X^2 در برازش مدل سه پارامتری حاکی از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت بود. در هر دو شرایط نرمال و تنش مدل پنج پارامتری (m-d-h-i-l) بهترین برازش را

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

برای این صفت نشان می‌دهند. تمامی پارامترهای وارد شده به مدل در هر دو شرایط محیطی معنی‌دار بودند. مثبت بودن علامت h و d در هر دو محیط به‌ترتیب نشان‌دهنده غالبیت نسبی در جهت افزایش این صفت و برتری آلل‌های افزایش‌دهنده این صفت است. یکسان بودن علامت d و i در هر دو محیط نشان دهنده نقش اثر افزایشی در کنترل توارث این صفت می‌باشد. در هر دو شرایط محیطی میزان برآورد شده اثرات غالبیت (ساده و متقابل) نسبت به اثرات افزایشی بیشتر است که نشان دهنده اهمیت بیشتر این اثرات در توارث این صفت می‌باشد ولی در کل به‌نظر می‌رسد هر دو اثر در کنترل صفت نقش دارند. نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها نشان می‌دهد که در هر دو شرایط محیطی واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی است. درجه غالبیت در هر دو شرایط محیطی نیز از یک بزرگ‌تر است که حاکی از وجود فوق‌غالبیت در توارث این صفت است. برآورد وراثت‌پذیری عمومی نشان دهنده نقش متوسط اثر ژنتیکی در شرایط نرمال و نقش بالای آن در شرایط تنش در کنترل این صفت می‌باشد. محاسبه وراثت‌پذیری خصوصی و مقایسه آن با وراثت‌پذیری عمومی بیانگر این مطلب است که اثر افزایشی ژن‌ها سهم بسیار اندکی نسبت به اثرات غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت در هر دو محیط دارد. باوجود معنی‌دار شدن اثر متقابل نسل × محیط، تفاوت زیادی از نظر نحوه توارث این صفت در دو محیط مشاهده نمی‌شود. با توجه به بیشتر از یک بودن درجه غالبیت در هر دو شرایط محیطی و اثبات وجود اثر فوق‌غالبیت به‌نظر می‌رسد که در اصلاح این صفت گزینش ابتدایی مؤثر نباشد و بهتر است که از روش‌های دیگری مثل گزینش انتهایی و گزینش بعد از دورگ‌گیری در هر دو محیط استفاده شود.

جدول ٦- تجزیه ژنتیکی برای صفت ضریب هدایت روزنه

Table 6. Genetic analysis for stomatal conductance

	آزمون سه پارامتری (X^2) Three-parameter test (X^2)	آزمون های کفایت مقیاس Joint scaling test			
		D	C	B	A
1	1138.04**	-26.4 ± 71.35	48.8** ± 10.77	70. 9** ± 5.37	66.7** ± 6.43
2	1738.4**	-13.43 ± 64.13	28.04* ± 10.97	30.88** ± 5.38	24.03** ± 6.78

تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از کم‌ترین مربعات وزنی

Generation means analysis using least squares weight

	l	j	i	h	d	M	$\bar{R}^2$	R^2	X^2 (df)
1	-85.1** ± 17		28.3* ± 0.97	118.8** ± 27.1	5.3** ± 1.76	21.8* ± 11.1	0.93	0.98	0.8(1)
2	-191.9** ± 18.5		35.5** ± 0.86	253.9** ± 30.3	2.28** ± 1.1	19.9* ± 10.5	1	1	0.3(1)

محاسبه اجزای واریانس با استفاده از کم‌ترین مربعات وزنی

Calculation of variance components using least squares weight

	انحراف غالبیت (Dfd)	درجه غالبیت (Dd)	وراثت‌پذیری خصوصی (H^2_n)	وراثت‌پذیری عمومی (H^2_b)	واریانس فنوتیپی (V_P)	واریانس ژنتیکی (V_G)	واریانس افزایش در غالبیت (V_{AD})	واریانس غالبیت (V_D)	واریانس افزایشی (V_A)	واریانس محیطی (V_E)
1	-0.55	2.44	0.126	0.87	866.7	759.97	-148.3	655.44	109.1	102.78
2	-1.46	3.5	0.04	0.57	690.4	392.9	-151.38	363.38	29.56	297.45

** و *: به ترتیب، معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد

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

V_E، V_A، V_D، V_{AD}، V_G، V_P، H^2_b، H^2_n، Dd و Dfd: به‌ترتیب، واریانس محیطی، واریانس افزایشی، واریانس غالبیت، واریانس افزایشی و غالبیت، واریانس ژنتیکی، واریانس فنوتیپی، وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی، درجه غالبیت و انحراف ازغالبیت

V_E, V_A, V_D, V_{AD}, V_G, V_P, H^2_b, H^2_n, Dd and Dfd: Environment variance, Additive variance, Dominance variance, Additive dominanance variance, Genotypic variance, Phenotypic variance, Broad sense heritability, Narrow sense heritability, Degree of dominance, Deviation from dominance, respectively

۱ و ۲: به ترتیب شرایط تنش کمبود آب و نرمال

1 and 2: Water deficit and normal conditions, respectively

www.SID.ir

Archive of SID

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

اطلاعات در مورد نحوه عمل ژن‌ها، استراتژی اصلاحی برای یک صفت را تعیین می‌کند. در حالت کلی برآورد زیاد اثرات افزایشی کاربرد روش‌های مختلف مبتنی بر انتخاب را به‌عنوان استراتژی اصلی اصلاح و برعکس برآورد بالای اثرات غالبیت و اپیستازی، توجه به تولید بذر هیبرید یک صفت را تداعی می‌کند (Darvishzadeh *et al*., 2017). با این حال تولید بذر هیبرید در گندم انجام نمی‌گیرد ولی می‌توان از روش‌های اصلاحی مبتنی بر هیبریداسیون جهت اصلاح این صفات استفاده کرد. با توجه به نتایج حاصل مشاهده می‌شود که تنش کمبود آب انتهای فصل باعث کاهش معنی‌دار در مساحت برگ پرچم و غیرمعنی‌دار در هدایت روزنه‌ای شده است. نتایج نشان داد که علاوه‌بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثرات متقابل اپیستازی نیز در وراثت کلیه صفات مورد بررسی نقش داشتند. بیشتر این اثرات متقابل از نوع اثرات مضاعف بود. در صفت مساحت برگ پرچم اثر افزایشی همراه با اثرات متقابل افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت در توارث نقش داشتند. در محتوای نسبی آب برگ علاوه‌بر اثرات افزایشی، اثر غالبیت نیز در توارث نقش داشت. تجزیه واریانس نسل‌ها نشان داد که عمل ژن برای صفت محتوای آب نسبی افزایشی، برای صفت مساحت برگ پرچم غالبیت و برای صفت ضریب هدایت روزنه‌ای (هر دو شرایط) فوق‌غالبیت بود. عمل ژن برای صفت شاخص کلروفیل در شرایط تنش فوق‌غالبیت و در شرایط نرمال افزایشی بود. بنابراین با توجه به نوع عمل ژن روش‌های اصلاحی متفاوت خواهد بود. البته باید به همبستگی این صفات با عملکرد نیز توجه داشت که با افزایش میزان این صفات در نتیجه برنامه‌های اصلاحی از عملکرد کل کاسته نشود.

References

Ahmadi, A. and Baker, D.A. (2001). The effect of water stress on grain filling processes in wheat. *Agricultural Science, Cambridge*, **136:** 257-269.

Al-Hakimi, A., Monneveaux, P. and Nachit, M.M. (1998). Direct and indirect selection for drought tolerance in alien tetraploid wheat × durum wheat crosses. *Euphytica*, **100:** 287-294.

Almeselmani, M., Abdullah, F., Hareri, F., Naaesan, M., Ammar, M.A. and Zuherkanbar, O. (2011). Effect of drought on different physiological characters and yield component in different varieties of Syrian durum wheat. *Journal of Agricultural Science*, **3:** 127-133.

Alonso, R., Elvira, S., Castillo, F.J. and Gimeno, B.S. (2001). Interactive effects of ozone and drought stress on pigments and activities of antioxidative enzymes in *Pinus halepensis*. *Plant Cell and Environment*, **24:** 905-916.

Ashraf, M.Y., Azmi, A.R., Khan, A.H. and Ala, S.A. (1994). Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and Chlorophyll content in wheat. *Acta physiologiae plantarum*. **16(3):** 185-191.

Baker, N.R. and Horton, P.H. (1987). Chlorophyll Fluorescence Quenching During Photoinhibition. In: Kyle, D.J., Osmond, C.B. and Arntzen, C.J., Eds., *Photoinhibition*, pp. 85-94. Elsevier Science Publisher, Amsterdam, NL.

Bidinger, F.R., Mahalakshmi, V. and Rao, G.D.P. (1978). Assessment of drought resistance in millet factors effecting yields under stress. *Australian Journal of Agricultural Research*, **38:** 37-48.

Bishop, D.L. and Bugbee, B.G. (1998). Photosynthetic capacity and dry mass partitioning in dwarf and semi-dwarf wheat. *Journal of Plant Physiology*, **153:** 558-565.

Blum, A. and Jordan W.R. (1985). Breeding crop varieties for stress environments. *Critical Reviews in Plant Science*, **2(3):** 199-238.

Blum, A., Shpiler, L., Golan, G. and Mayer, J. (1989). Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought stress. *Field Crops Research*, **22:** 289-296.

Bruck, H., Payne, W.A. and Sattelmacher, B. (2000). Effects of phosphorus and water supply on yield, transpiration, water-use efficiency and carbon isotope discrimination of pearl millet. *Crop Science*, **40:** 120-125.

www.SID.ir

Archive of SID

Castrillo, M. and Calcagno, A.M. (1989). Effects of water stress and re-watering on rebulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activity, chlorophyll and protein contents in two cultivars of tomato. *Journal of Horticultural Science*, **64(6):** 717-724.

Chandrasekar, V., Sairam, R.K. and Srivastava, G.C. (2000). Physiological and biochemical responses of hexaploid and tertaploid wheat to drought stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, **185:** 219-227.

Chowdhry, M.A., Rasool, I., Khaliq, I., Mahmood, T. and Gilani, M.M. (1999). Genetics of some metric traits in spring wheat under normal and drought environment. *Rachis Newsletter*, **18:** 34-39.

Colom, M.R. and Vazzana, C. (2003). Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. *Environmental and Experimental Botany*, **49:** 135-144.

Cornic, G. (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science*, **5(5):** 187-188.

Dana, I. and Dasgupta, T. (2001). Combining ability in black gram. *Indian Journal of Genetics*, **61:** 170-171.

Darroch, B.A. and Baker R.J. (1990). Grain filling in three spring wheat genotypes: statistical analysis. *Crop Science*, **30:** 525-529.

Darvishzadeh, R., Alipour, H. and Sarrafi, A. (2017). Generation mean analysis to black stem disease resistance in sunflower (*Helianthus annuus* L.), using mixed linear models. *Plant Genetic Researches*, **4(2):** 29-42 (In Persian).

Silva, M.A., Jifon, J.L., Jagd, S. and Sharma, V. (2007). Use of physiological parametersas fast tools to screen for drought tolerance in sugarcane. *Brazilian Journal Plant Physiology*, **19:** 193-201.

Draikewicz, M. (1994). Chlorophyllase occurrence functions, mechanism of action, effect of extra and internal factors. *Photosynthesis*, **30:** 321-337.

Esmaeilzadeh Moghaddam, M., Arzani, A., Rezai, A. and Mirlohi, A.F. (2011).Genetic analysis of some related characters to drought tolerance in bread wheat cultivars. *Journal of Crop Production*, **5(1):** 105-122.

Falconer, D.S. and Mackay, T.F.C. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. Pearson Longman, Harlow, UK.

Farshadfar, E. and Amiri, R. (2015). Genetic analysis of physiological indicators of drought tolerance in bread wheat using diallel techniques. *Genetika*, **47(1):** 107-118.

Fischer, R.A. and Kohn, G.D. (1966). The relationship of grain yield to vegetative growth and post flowering leaf area in the wheat crop under conditions of limited soil moisture. *Australian Journal of Agricultural Research*, **17:** 281-295.

Flood, P.J., Harbinson, J. and Aarts, M.G. (2011). Natural genetic variation in plant photosynthesis. *Trends in Plant Science*, **16:** 327-335.

Ford, M.A., Blackwell, R.D., Parker, M.L. and Austin, R.B. (1979). Associations between stem solidity, soluble carbohydrate accumulation and other characters in wheat. *Annals of Botany*, **44:** 731-738.

Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Davies, W.J., Berry, P.M., Sylvester-Bradley, R., Martre, P., Calderini, D.F., Griffiths, S. and Reynolds, M.P. (2011). Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *Journal of Experimental Botany*, **62:** 469-486.

Ganji Arjenaki, F., Jabbari, R. and Morshedi, A. (2012). Evaluation of drought stress on relative water content, Chlorophyll content and mineral elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) varietes. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, **4(11):** 726-729.

Ghosh, P.K., Ajay, K.K., Bandyopadhyay, M.C., Manna, K.G., Mandal, A.K. and Hati, K.M. (2004). Comparative effectiveness of cattle manure, poultry manure, phosphocompost and fertilizer-NPK on three cropping system in vertisols of semi-arid tropics. *Bioresource Technology*, **95:** 85-93.

Gibson, L.R. and Paulsen, G.M. (1999). Yield components wheat grown under high temperature: stress during reproductive growth. *Crop Science*, **39:** 1841-1846.

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

www.SID.ir

Archive of SID

Golabadi, M., Arzani, A. and Mir Mohammadi Meibodi, S.A.M. (2007). Genetic analysis of some morphological traits in durum wheat by generation mean analysis under normal and drought stress conditions. *Seed and Plant Improvement Journal*, **24(1):** 99-116 (In Persian).

Golestani Araghi, S. and Assad, M.T. (1998). Evaluation of four screening techniques for drought resistance and their relationship to yield reduction ratio in wheat. *Euphytica*, **103:** 293-299.

Gonzalev, A., Bermejo, V. and Gimeno, B.S. (2010). Effect of different physiological traits on grain yield in barley grown under irrigated and terminal water deficit conditions. *Journal of Agricultural Science*, **148:** 319-328.

Gregersen, P.L. and Holm, P.B. (2007). Transcriptome analysis of senescence in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biotecnology Journal*, **5(1):** 192-206.

Gupta, U.S. (1995). *Physiological Aspects of Dry Lands Farming*. Oxford & IBH Pub. Co., New Delhi, IND.

Guseynova, I.M., Suleymanov, S. and Aliyev, J.A. (2006). Protein composition and native state of pigments of thylakoid membrane of Wheat genotypes differently tolerant to water stress. *Biochemistry*, **71:** 223-228.

Hamada, E.E. and El-Beialy, E.M.A. (2003). Assessment of some breeding parameters for yield and its attributes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Egyptian Journal of Applied Science*, **18(12):** 1552-1563.

Hassani, F., Houshmand, S., Rafiei, F. and Niazi, A. (2018). Evaluation of wheat cultivars and lines for terminal drought tolerance using drought tolerance and susceptibility indices. *Journal of Plant Ecophysiology*, **10(33):** 55-68.

Herzog, H. (1986). *Source and Sink during the Reproductive Period of Wheat. Development and Its Regulation with Special Reference to Cytokinins*. Paul Parey Scientific Publishers, Berlin, DE.

Hetherington, A.M. and Woodward. F.I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, **242:** 901-908.

Huffaker, R.C., Radin, T., Kleinkopf, G.E. and Cox, E.L. (1970). Effect of mild water stress on enzyme of nitrate assimilation and of the carboxylative phase of photosynthesis in barley. *Crop Science*, **10:** 471-474.

Islam, M.S. (1998). Genetic studies on drought tolerance in wheat. I. relative leaf water content membranes stability and stomata frequency. *Annual Agriculture Research*, **19(4):** 458-462.

Jiang, Y. and Huang, B.T. (2002). Response of antioxidative defense system to temperature and water stress combinations in wheat seedlings. *Plant Science*, **163:** 783-790.

Kranner, I., Beckett, R.P., Wornik, S., Zorn, M. and Pfeifhofer, H.W. (2002). Revival of a resurrection plant correlates with its antioxidant status. *Plant Journal*, **31:** 13-24.

Kumar, A. and Sharma, S.C. (2007). Genetics of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat *(Triticum aestivum L.*). *Cereal Research Communications*, **35(1):** 43-52.

Kuroda, M., Qzawa, T. and Imagawa, H. (1990). Changes in chloroplast peroxidase activities in relation to Chlorophyll loss in barley leaf segments. *Physiologia Plantarum*, **80:** 555-560.

Lafitte, R. (2002). Relationship between leaf relative water content during reproductive stage, water deficit and grain formation in rice. *Field Crops Research*, **76:** 165-174.

Lawlor, D.W. (1995). *Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation*. Bios Scientific Publishers Ltd, Oxford, UK.

Liang, Z., Zhang, F., Shao, M. and Zhang, J. (2002). The relations of stomatal conductance, water consumption, growth rate to leaf water potential during soil drying and rewatering cycle of wheat (*Triticum aestivum L.*). *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. **43:** 187-192.

Liu, F., Andersen, M.N. and Jensen, C.R. (2003). Loss of pod set caused by drought stress in associated with water status and ABA content of reproductive structures in soybean. *Functional Plant Biology*, **30:** 271-280.

Lonbani, M. and Arzani, A. (2011). Morpho-physiological traits associated with terminal droughtstress tolerance in triticale and wheat. *Agronomy Research*, **9(1-2):** 315-329.

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

www.SID.ir

Archive of SID

Maes, W.H., Achten, W.M.J., Reubens, B., Raes, D., Samson, R. and Muys, B. (2009). Plant water relationships and growth strategies of *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Journal of Arid Environments*, **73:** 877-884.

Majumdar, S., Thomasson, D., Shimakawa, A. and Genant, H.K. (1991). Quantitation of the susceptibility difference between trabecular bone and bone marrow*: Experimental Studies*, **22(1):** 111-127.

Mamnoei, E. and Seyed Sharifi, R. (2010). Study the effects of water deficit on Chlorophyll fluorescence indices and the amount of proline in six barley genotypes and its relation with canopy temperature and yield. *Journal of Plant Biology*, **5:** 51-62 (In Persian).

Merah, O. (2001). Potential importance of water status traits for durum wheat improvement under Mediterranean conditions. *Journal of Agriculture Science*, **137:** 139-145.

Molnar, I., Dulai, S., Csernak, A., Prónay J. and Lang. M.M. (2005). Photosynthetic responses to drought stress in different Aegilops species. *Acta Biology*, **49:** 141-142.

Moran, J.F., Becana, M., Iturbe-Ormaeche, I., Frechilla, S., Klucas, R.V. and Aparicio-Tejo, P. (1994). Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta*, **194:** 346-352.

Muller, J. (1991). Determining leaf surface area by means of linear measurements in wheat and riticale (brief report). *Archiv Fuchtungsforsch*, **21:** 121-123.

Parasad, P.V.V., Pisipati, S.R., Ristic, Z., Bukovnik, V. and Fritz, A.K. (2008). Impact of nighttime temperature on physiology and growth of spring wheat. *Crop Science*, **48:** 2372-2380.

Pessarkli, M. (1999). *Hand Book of Plant and Crop Stress*. Marcel Dekker Inc, New York, USA.

Poodineh, M. and Naroui Rad, M.R. (2015). Genetic components for physiological parameters estimates in bread wheat (*Triticum aestivumn* L.). *Annaual Research and Review in Biology*, **7(3):** 163-170.

Rascio, A., Russo, M., Platani, C. and Difonzo, N. (1998). Drought intensity effects on genotypic differences in tissue affinity for strongly bound water. *Plant Science*, **132:** 121-126.

Reynolds, M., Bonnett, D., Chapman, S.C., Furbank, R.T., Manes, Y., Mather, D.E. and Parry, M.A.J. (2011). raising yield potential of wheat. I. overview of a consortium approach and breeding strategies. *Journal of Experimental Botany*, **62:** 439-452.

Richards, R.A. (1996). Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation*, **20:** 157-166.

Schonfeld, M.A., Johnson, R.C., Carver, B.F. and Mornhinweg, D.W. (1988). Water relations in winter wheat as drought tolerant indicator. *Crop Science*, **28(3):** 526-531.

Shangguan, Z., Shao, M. and Dyckmans, J. (1999). Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought. *Plant Physiology*, **15:** 753-758.

Sharma, S.N., Sain, R.S. and Sharma, R.K. (2002). Gene system governing grain yield per spike in macaroni wheat. *Wheat Information Service*, **94:** 14-18.

Shayan, S., Moghaddam Vahed, M., Norouzi, M., Mohammadi, S.A., Toorchi, M. and Molaei, B. (2017). Inheritance of agronomical and physiological traits in the progeny of Moghan and Arg bread wheat varieties cross. *Plant Genetic Researches*, **4(2):** 43-60 (In Persian).

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

Slafer, G.A. and Araus. J.L. (1998). Keynote address: mproving wheat responses to abiotic stresses. *9th International Wheat Genetics Symposium*, Saskatchewan, CA.

Soleimani, Z., Ramshini, H., Mortazavian, M.M., Fazael najafabadi, M. and Foughi, B. (2014). Screening for drought tolerance in iraninan wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) using physiological traits evaluated under drought stress and normal condition. *Australian Journal of Crop Science*, **8(2):** 200-207.

Subbarao, G.V., Chauhan, Y.S. and Johansen, C. (2000). Patterns of osmotic adjustment in pigeonpea, its importance as a mechanism of drought resistance. *European Journal of Agronomy*, **12:** 239-249.

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

www.SID.ir

Archive of SID

Tarahomi, G., Lahouti, M. and Abbasi, F. (2010). Effect of drought stress on variations of soluble sugar chlorophyll and potassium in salvia *Leriifolia benth*. *Zanjan Islamic Azad University Journal of Biological Sciences*, **3(2):** 1-7.

Turner, N.C. (1986). Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, **13:** 175-190.

Yadav, R., Gayadin, S. and Jaiswal, A.K. (2001). Morpho-physiological changes and variable yield of wheat genotypes under moisture stress conditions. *Indian Journal and Plant Physiology*, **6:** 390-394.

Yordanov, I., Velikova, V. and Tsonev, T. (2000). Plant responses to drought and stress tolerance. *Photosynthetica*, **38(1):** 171-186.

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

www.SID.ir

Archive of SID

Genetic Analysis of Response to Water Deficit Stress Based on Physiological Traits in Wheat

Ali Akbar Asadi[1,*], Mostafa Valizadeh[2], Seyed Abolghasem Mohammadi[2] and Manochehr Khodarahmi[3]

1- Assistant Professor, Department of Crop and Horticultural Science Research, Zanjan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Zanjan, Iran
2- Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Tabriz, Iran
3- Assistant Professor, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization, AREEO, Karaj, Iran

(Received: February 24, 2019 – Accepted: October 6, 2019)

Downloaded from journals.lu.ac.ir at 12:24 IRDT on Sunday June 14th 2020

Abstract

Dehydration is the most important limiting factor in agricultural production in arid and semi-arid regions, and water shortages (especially at the reproductive stages) due to lack of precipitation and unequal distribution are inappropriate for limiting the yield. In this research, cross between the Gasspard cultivar (dehydrated susceptible parent) and DN11 line (resistant parent) was performed. F_1, F_2, F_3, BC_1 and BC_2 generations along with parents, were planted in a randomized complete blocks design with three replications in normal and water deficit conditions for two consecutive years. Physiological traits were measured for single plant samples. Weighted analysis of variance showed that water deficit stress caused significant decrease in flag leaf area and unsignificant decrease in stomatal conductance. Generation mean analysis for Chlorophyll index was accompanied by different results in terms of regression fitted models for each environment, but for stomatal conductance, the results of the generation mean analysis were the same in both environments. In addition to additive and dominant effects, epistatic interaction effects also played role in the inheritance of all studied traits. Most of these effects were double-effects. In flag leaf area, additive, additive × dominant and dominant × dominant effects were involved in inheritance. In water relative content, in addition to these effects, dominant effect was also involved in inheritance. Generations variance analysis showed that the gene action was additive for relative water content, dominant for flag leaf area and over dominant (in both conditions) for stomatal conductance. The gene action for Chlorophyll index under stress and normal conditions were over dominant and additive respectively.

Keywords: Water deficit condition, Physiologic traits, Wheat

[*] **Corresponding Author, E-mail: a.asady@areeo.ac.ir**

www.SID.ir