مجله علوم کشاورزی ایران
جلد ۳۵، شماره ۱، سال ۱۳۸۳ (۱۰۶-۹۳)

عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای کنترل کننده فتوسنتز و ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم

عادل سی و سه مرده[۱]، علی احمدی[۲] و کاظم پوستینی[۳] و حسن ابراهیم زاده[٤]
۱، ۲، ۳، ٤، دانشجوی دوره دکتری، استادیار، دانشیار و استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران
تاریخ پذیرش مقاله ۸۲/٤/۱۸

خلاصه

مطالعه تغییرات عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای محدود کننده فتوسنتز در شرایط تنش خشکی می تواند به شناسایی فاکتورهای موثر در مقاومت به این تنش کمک کند.به منظور بررسی این عوامل در آزمایشی گلخانه‌ای پارامترهای تبادلات گازی، وضعیت آبی، کلروفیل، پروتئین و پرولین برگ پرچم در ۱۱ رقم گندم مورد بررسی قرار گرفت. عملکرد دانه ارقام فوق نیز در طی دو سال زراعی در آزمایش مزرعه‌ای در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی ارزیابی شد. بر این اساس ارقام گندم به گروههای حساس و مقاوم به خشکی تقسیم شدند. در شرایط گلخانه‌ای اعمال تنش خشکی به مدت ۵ روز میزان فتوسنتز برگ پرچم را از ۱۲/۵۷ به ۱/۹۱ میکرو مول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه کاهش داد. هدایت روزنه‌ای تحت تنش خشکی کاهش یافت اما کارایی مصرف آب فتوسنتزی و غلظتCO_2 درون روزنه‌ای افزایش نشان داد، بنابراین در شرایط تنش، CO_2 وارد شده به برگ به خوبی در فتوسنتز مورد استفاده قرار نگرفته‌است. ارقام مقاوم به خشکی با وجود هدایت روزنه‌ای و تعرق بیشتر محتوای نسبی آب بیشتری داشتند. تحت تنش خشکی، تنظیم اسمزی ناشی از تجمع پرولین ۰/۳۹ مگاپاسکال بود. همبستگی مثبتی بین غلظت پرولین و مقاومت روزنه‌ای در این شرایط مشاهده شد. ارقام دارای پرولین بیشتر برگهای نازکتر و تعرق کمتری داشتند. غلظت کلروفیل و پروتئین نیز تحت تنش خشکی کاهش یافت. ارقام دارای کلروفیل بیشتر، غلظت CO_2 درون روزنه‌ای کمتر و هدایت مزوفیلی بیشتری داشتند. نتایج تجزیه همبستگی نیز نشان داد که مقادیر بالاتر محتوای نسبی آب با غلظت کلروفیل و پروتئین بیشتر تحت تنش همراه بود. در کل چنین نتیجه گیری شد که تحت تنش خشکی کاهش هدایت مزوفیلی در مقایسه با نقصان هدایت روزنه ای تأثیر بیشتری بر کاهش فتوسنتز دارد، همچنین مقاومت به خشکی با حفظ محتوای آب برگ مرتبط است.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش خشکی، تبادلات گازی، پروتئین برگ

مقدمه

در حال حاضر مهمترین شاخص مقاومت به خشکی مورد استفاده در برنامه‌های اصلاحی گندم، ارزیابی عملکرد دانه تحت شرایط آبیاری و تنش است. اما در صورت شناسایی پایه‌های فیزیولوژیک مقاومت به خشکی به‌نژادگران می‌توانند از صفات فیزیولوژیکی بعنوان شاخص گزینشی در جمعیتهای بزرگ استفاده کنند(۲۸). یک راهکار برای تعیین چنین ابزار گزینشی، مقایسه ژنوتیپهای گندم از لحاظ صفات فیزیولوژیک و ارتباط آن با مقاومت به خشکی این ژنوتیپها بر اساس عملکرد دانه است (۲۱). در این رابطه خصوصیات فیزیولوژیکی موثر بر رشد در طراحی راهکار بهنژادی برای افزایش عملکرد تحت شرایط تنش خشکی کمک می نماید(۱۲).

کاهش رشد گیاهان زراعی در شرایط تنش خشکی بواسطه محدود شدن فتوسنتز صورت می گیرد. عوامل محدود کننده

مکاتبه کننده: علی احمدی

Archive of SID
www.SID.ir

فتوسنتز به دو دسته عوامل روزنه‌ای که منجر به کاهش انتشار CO_2 به فضای بین سلولی در اثر کاهش هدایت روزنه‌ای می‌شوند و عوامل غیر روزنه‌ای که فتوسنتز را از طریق اثر مستقیم کمبود آب بر فرایندهای بیوشیمیایی فرآوری کربن محدود می‌کنند، تقسیم می شوند(۱). فیشر و همکاران(۱۹۹۸) اظهار داشته‌اند که عامل اصلی محدودکننده فتوسنتز، کاهش هدایت مزوفیلی است. بیشاب و بوگبی (۱۹۹۸) معتقدند که از مرحله گلدهی تا رسیدگی دانه ظرفیت فتوسنتزی به ویژگیهای برگ پرچم شامل: سرعت فتوسنتز، کارایی رابیسکو، غلظت کلروفیل و مساحت برگ پرچم بستگی دارد. رابیسکو آنزیم موثر در فتوسنتز است که ۵۰ درصد پروتئین محلول برگ را تشکیل می‌دهد(۲۶). بنابراین تغییر در پروتئینهای برگ با تغییر در محتوای این آنزیم همراه است(۱۵). بنظر می‌رسد که کاهش محتوای پروتئین تحت تنش خشکی با افزایش فعالیت آنزیمهای تجزیه‌کننده پروتئین و نیز تجمع اسیدهای آمینه آزاد از جمله پرولین مرتبط می‌باشد (۹، ۱۵). پیشنهاد شده است که خصوصیات بیوشیمیایی مانند محتوای اسید آمینه پرولین و پایداری کلروفیل می‌تواند بعنوان معیارهایی برای گزینش ارقام مقاوم به خشکی مورد استفاده قرار گیرد(۲۵). تجمع پرولین به تنظیم اسمزی برگ کمک می‌کند که ممکن است با مقادیر بالاتر محتوای نسبی آب برگ همراه باشد(۱۹). کاهش محتوای کلروفیل نیز تحت تنش گزارش شده‌است(۱، ۵، ۸ ، ۹) و بنظر می‌رسد که این کاهش در کلروفیل b بیشتر است(۱۸).

بررسی تغییرات عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای محدود کننده فتوسنتز تحت تنش خشکی به شناسایی فاکتورهای موثر در مقاومت به این تنش کمک می کند. به همین منظور در این آزمایش پارامترهای تبادلات گازی در ارتباط با روابط آبی، کلروفیل، پروتئین و پرولین برگ پرچم در ۱۱ رقم گندم در شرایط گلخانه‌ای مورد بررسی قرار گرفت. به منظور درک بهتر روابط صفات فوق با مقاومت به خشکی، عملکرد این ارقام به مدت دو سال در رژیمهای آبیاری مطلوب و تنش تحت شرایط مزرعه‌ای ارزیابی شد.

مواد و روش‌ها

آزمایشات مزرعه‌ای: ۱۱ رقم گندم مورد بررسی شامل: طوس، M-75-7، آگوستا-سفید، آذر۲، الوند، بک‌کراس روشن، سبلان، سرداری، کراس شاهی، مهدوی و گلینسون طی دو سال زراعی در آبان ۱۳۷۹ و ۱۳۸۰ در دو ایستگاه تحقیقات کشاورزی گریزه سنندج و تحقیقات دیم قاملو قروه با تراکم ۴۰۰ بذر در متر مربع، هر رقم در ۶ خط ۶ متری کشت شده و در تیر ماه ۱۳۸۰ و ۱۳۸۱ برداشت شدند. آزمایش ایستگاه سنندج بصورت اسپلیت پلات شامل دو تیمار آبیاری (آبیاری در مراحل کاشت، ساقه رفتن، تورم غلاف برگ پرچم، خوشه رفتن، گلدهی و پر شدن دانه) و عدم آبیاری بعنوان فاکتور اصلی و ارقام گندم بعنوان فاکتور فرعی در چهار تکرار اجرا شد. آزمایش ایستگاه قاملو در قالب طرح بلوکهای کامل تصادفی شامل ۱۱ رقم گندم در شرایط دیم و در چهار تکرار اجرا گردید. میزان بارندگی و دمای دراز مدت ونیز مقادیر پارامترهای فوق در طی دو فصل زراعی ۸۰-۷۹ و ۸۱-۸۰ در دو ایستگاه سنندج و قروه در شکل ۱ ارائه شده است. بمنظور تعیین میزان حساسیت و مقاومت ارقام به خشکی از شاخص حساسیت به تنش[1] (SSI) استفاده شد(۱۳). مقایسه میانگین SSI ارقام با آزمون دانکن انجام گرفت.

$$SSI= (1-(Y_s/Y_p))/(1-(\ddot{Y}_s/\ddot{Y}_p))$$

در این معادله Y_p و Y_s بترتیب عملکرد هر رقم در شرایط شاهد و تنش و $\ddot{Y}p$ و$\ddot{Y}s$ بترتیب متوسط عملکرد کلیه ارقام در شرایط شاهد و تنش است.

آزمایشات گلخانه‌ای: به منظور ارزیابی صفات فیزیولوژیکی، آزمایشی در قالب طرح بلوکهای کامل تصادفی و در سه تکرار شامل دو رژیم رطوبتی و ۱۱ رقم گندم در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران اجرا گردید. در این آزمایش ۳ گلدان به هر واحد آزمایشی اختصاص یافت. بذور در گلدانهای سفالی حاوی ۲/۴ کیلوگرم خاک ضد عفونی شده با ترکیبی از رس، ماسه، شن و کود حیوانی به نسبت ۲: ۳: ۳: ۲ کشت شد که در هر گلدان به سه بوته اجازه رشد داده شد. در مرحله سه برگی به منظور بهاره‌سازی گلدانها به مدت ۴۰ روز از اول بهمن ماه تا دهم اسفند به بیرون از گلخانه منتقل شدند. کلیه گلدانها روزانه تا رسیدن به ظرفیت زراعی آبیاری شدند. تنش خشکی در مرحله گلدهی از طریق آبیاری روزانه گلدانهای شاهد و عدم

1-Stress susceptibility index

Archive of SID

www.SID.ir

آبیاری گلدانهای تنش به مدت ۵ روز اعمال گردید. در این مرحله محتوای آب خاک در حالت ظرفیت زراعی (گلدانهای شاهد) ۲۰/۵ درصد وزنی خاک و ۵ روز پس از توقف آبیاری (گلدانهای تنش) ۷٪ وزنی خاک بود. صفات مورد نظر بر روی برگ پرچم بوته‌های موجود در گلدانهای شاهد (بلافاصله پس از آبیاری) و تنش (۵روز پس از توقف آبیاری) ارزیابی شد. این صفات عبارت بودند از:

سطح مخصوص برگ پرچم (SLA): پس از اندازه‌گیری مساحت سطح برگ پرچم با استفاده از دستگاه سطح برگ سنج مدلMK2 (کمپانی Delta T)، برگها بمدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتیگراد خشک شدند. سطح مخصوص برگ پرچم از تقسیم مساحت برگ به وزن خشک آن بدست آمد.

تبادلات گازی: به منظور اندازه‌گیری میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ (میکرومول CO_2 در مترمربع در ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (میلی‌مول در مترمربع در ثانیه)، مقاومت روزنه‌ای (مترمربع در ثانیه در مول)، میزان تعرق (میلی‌مول در مترمربع در ثانیه) و غلظت CO_2 درون روزنه‌ای (میکرومول بر مول) از دستگاه IRGA[1] مدل LCA4 (کمپانی ADC) استفاده شد. تمامی اندازه گیریها در ساعت ۱۱ صبح و در شدت نور معادل ۱۲۰۰-۱۴۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه بلافاصله پس از آبیاری (شاهد) و ۵ روز پس از توقف آبیاری (تنش) صورت گرفت. در هر تیمار صفات مورد نظر در قسمت میانی برگ پرچم در دو بوته اندازه گیری شد و ۴۵ ثانیه پس از قرار دادن برگ در داخل محفظه شیشه‌ای دستگاه اعداد دستگاه ثبت گردید(۱۲،۱). هدایت مزوفیلی (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) از تقسیم کردن فتوسنتز به غلظت CO_2 درون روزنه‌ای بدست آمد، میزان کمتر فتوسنتز و فرآوری CO_2 در حضور مقادیر بالای CO_2 داخل روزنه ای به مفهوم پایین بودن میزان هدایت مزوفیلی و عدم توانایی سلولهای مزوفیل در استفاده از CO_2 می باشد(۱۲). به منظور تعیین کارایی مصرف آب فتوسنتزی (میکرومول CO_2 بر مول H_2O) میزان فتوسنتز به هدایت روزنه‌ای تقسیم شد(۲۱). کارایی مصرف آب فتوسنتزی شاخصی است که میزان فتوسنتز را به ازائ هر واحد هدایت روزنه ای و تعرق نشان می دهد. پس از اندازه‌گیری تبادلات گازی، محتوای نسبی آب و پتانسیل آب برگ پرچم به شرح ذیل تعیین گردید، همچنین نمونه‌های برگ پرچم بمنظور اندازه‌گیری غلظت کلروفیل، پرولین و پروتئین در داخل ازت مایع به آزمایشگاه منتقل شده و تا هنگام استخراج در دمای ۵۲ - درجه سانتیگراد نگهداری شدند.

محتوای نسبی آب (RWC)[2]: پس از اندازه‌گیری تبادلات گازی، قطعات ۲سانتی متری از قسمت میانی برگ پرچم تهیه و وزن تر آنها اندازه‌گیری شد. این قطعات به منظور تعیین وزن تورژسانس بمدت ۴ ساعت در شدت نور کم در داخل آب مقطر قرار داده شدند. در پایان وزن خشک آنها نیز اندازه‌گیری شد و RWC از طریق رابطه زیر بدست آمد(۲۱). ۱۰۰× [(وزن خشک – وزن تورژسانس)/(وزن خشک – وزن تر)] =%RWC

پتانسیل آب برگ (Ψ_w): برگ پرچم در داخل اتاقک دستگاه مخزن فشاری قرار داده شد. پتانسیل آب آن معادل مقدارمنفی فشار گاز اعمال شده به برگ است که باعث خروج شیره گیاهی از سطح قطع‌شده می‌شود(۲۳).

کلروفیل: کلروفیل بر اساس روش آرنون استخراج شد و میزان جذب نور توسط عصاره استخراج شده با استفاده از اسپکتروفتومتر Shimadzu uv100 در طول موج ۶۶۳ و ۶۴۵ نانومتر تعیین گردید. غلظت کلروفیل از طریق روابط زیر بدست آمد. در این روابط **V** حجم نمونه استخراج شده و **W** وزن تر نمونه است(۳).

{(جذب در ۶۴۵ نانومتر)۲/۶۹- (جذب در ۶۶۳ نانومتر)۱۲/۷}×V/(۱۰۰۰×W)= میلی گرم کلروفیل aدر هر گرم وزن تر

{(جذب در ۶۶۳ نانومتر)۴/۶۹- (جذب در ۶۴۵ نانومتر)۲۲/۹}×V/(۱۰۰۰×W)= میلی گرم کلروفیل bدر هر گرم وزن تر

{(جذب در ۶۶۳ نانومتر)۸/۰۲+ (جذب در ۶۴۵ نانومتر)۲۰/۲}×V/(۱۰۰۰×W)= میلی گرم کلروفیل aو bدر هر گرم وزن تر

پرولین: محتوای پرولین ۰/۵ گرم برگ پرچم تر بر اساس روش بیتس استخراج شد و غلظت پرولین نمونه‌ها بااستفاده از اسکپتروفتومتر به کمک غلظتهای مشخص پرولین خالص بعنوان شاهد در طول موج ۵۲۰ نانومتر تعیین گردید(۴). پتانسیل اسمزی ناشی از تجمع پرولین نیز از طریق معادله وانت هوف محاسبه شد. $\psi_s = - nRT/V$

در این معادله ψ_s کاهش پتانسیل اسمزی بر حسب مگا پاسکال، n مقدار پرولین بر حسب میلی‌مول بر گرم وزن

1 -Infra Red Gas Analyser

2 . Relative Water Content

Archive of SID
www.SID.ir

خشک،Rثابت‌عمومی‌گازها ($0/008314$ l Mpa mol^{-1} $°K^{-1}$)، T دما برحسب درجه کلوین و V محتوای آب برگ بر حسب میلی‌لیتر به ازاء هر گرم ماده خشک می‌باشد. پس از تعیین ψ_s در شرایط شاهد و تنش، از تفاضل این دو، تنظیم اسمزی ناشی از تجمع پرولین تحت تنش خشکی در برگ محاسبه شد(۱۰). از آنجائیکه هر مگاپاسکال معادل ۱۰ بار است داده ها برحسب بار محاسبه شدند.

پروتئین محلول: بمنظور استخراج پروتئین محلول، ۰/۵ گرم برگ پرچم تر در۵ میلی‌لیتر بافر تریس -HCl۰/۱ نرمال با pH ۷/۴ و ۱۰٪ گلیسرول دریک بستر یخی هموژن گردید و بمدت ۴۵ دقیقه با ۱۳۵۰۰ دور در دقیقه در دمای پایین سانترفیوژ شد. به ۰/۲ میلی‌لیتر از محلول روشناور ۵ میلی‌لیتر معرف کوماسی بریلیانت بلو اضافه شد. غلظت پروتئین با توجه به غلظت نمونه‌های پروتئین شاهد حاصل از آلبومن سرم گاوی بوسیله دستگاه اسپکتروفتومتر و در طول موج ۵۹۵ نانومتر تعیین شد(۲). در نهایت مقادیر کلروفیل، پرولین و پروتئین با توجه به نسبت وزن خشک به وزن تر برگ بصورت غلظت بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن خشک محاسبه گردید.

روشها و محاسبات آماری: تجزیه واریانس داده ها با استفاده از نرم افزار آماری MSTATC انجام گرفت. به منظور مقایسه میانگین آزمایشهای گلخانه ای از آزمون LSD استفاده شد. شکلها نیز با استفاده از نرم افزارEXCEL رسم شدند.

نتایج و بحث

ارقام مورد بررسی بر اساس عملکرد دانه و مقایسه میانگین شاخص حساسیت به تنش(SSI) آنهابه سه گروه متوسط، حساس و مقاوم به خشکی تقسیم شدند(جدول-۱). ارقام دارای SSI کمتر (سرداری، آگوستا-سفید، آذر۲ و سبلان) بعنوان ارقام مقاوم و ارقام دارای SSI بیشتر (الوند، m-75-7 و مهدوی) بعنوان ارقام حساس به خشکی و سایر ارقام بعنوان ارقام متوسط در نظر گرفته شدند(۱۳). مقایسات مستقل بین دو گروه ارقام حساس و مقام تفاوت معنی دار بین این دو گروه را درسطح احتمال ۱٪ از لحاظ SSI نشان داد. کاهش عملکرد ۴ رقم مقاوم تحت تنش خشکی نسبت به شرایط شاهد حدود ۵۵٪ و در ۳ رقم حساس ۷۲٪ بود(شکل۲-الف).

جدول۱- متوسط عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار) و شاخص حساسیت به تنش(SSI) در طی دو سال زراعی و در دو ایستگاه گریزه و قاملو در ۱۱ رقم گندم.

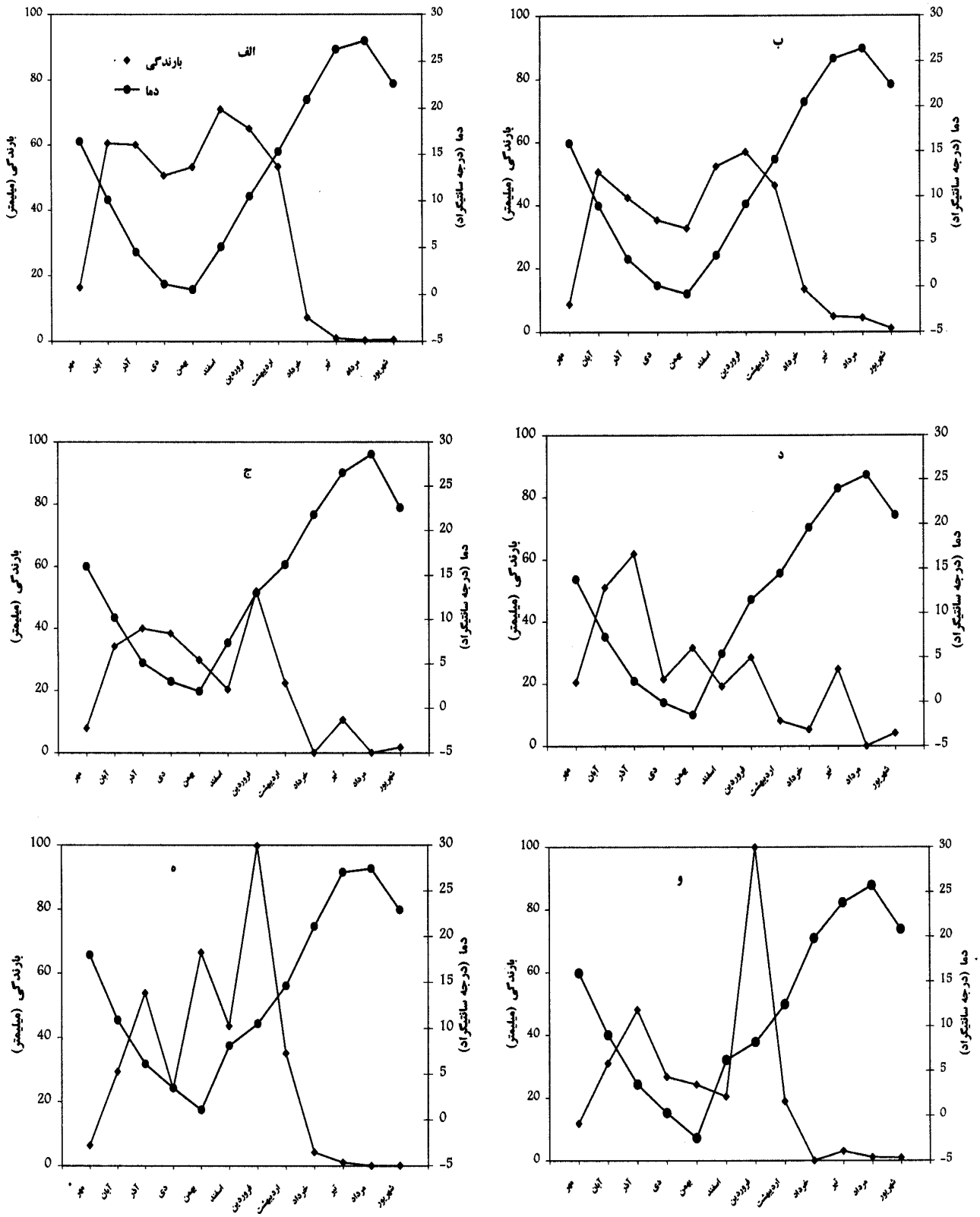
	سال زراعی۸۰-۱۳۷۹			سال زراعی۸۱-۱۳۸۰			
	گریزه		قاملو	گریزه		قاملو	SSI
	آبی	دیم	دیم	آبی	دیم	دیم	
الوند	۴۲۲۰	۱۰۳۰	۱۱۱۹	۴۷۲۰	۲۰۳۰	۸۶۱	۱/۱۶A
m-75-7	۴۳۷۰	۱۲۷۵	۱۱۲۸	۴۷۲۰	۲۵۴۰	۷۷۲	۱/۰۹AB
مهدوی	۴۹۴۰	۱۱۸۷	۱۰۵۶	۴۹۰۰	۲۸۱۰	۹۶۴	۱/۰۹AB
طوس	۵۴۰۰	۹۴۲	۹۰۴	۳۷۹۰	۲۶۵۰	۹۸۸	۱/۰۳BC
کراس شاهی	۳۸۵۰	۱۱۰۵	۱۰۶۸	۴۸۹۰	۳۰۴۰	۱۰۵۸	۱/۰۲BC
گلینسون	۴۳۴۰	۱۱۴۲	۱۰۶۲	۴۶۹۰	۲۸۴۰	۱۳۰۸	۱/۰۰BC
بک‌کراس روشن	۴۸۶۰	۱۲۰۵	۱۲۳۱	۴۱۹۰	۲۵۷۰	۱۳۸۱	۱/۰۰BC
سبلان	۴۲۴۰	۱۷۰۵	۱۰۵۴	۳۷۲۰	۲۳۳۰	۱۴۴۶	۰/۹۷CD
آذر۲	۴۳۲۰	۱۶۵۲	۱۶۲۰	۳۵۲۰	۱۹۰۰	۱۹۲۸	۰/۸۸D
آگوستا-سفید	۳۹۰۰	۱۳۸۵	۱۱۹۲	۳۰۴۰	۲۱۰۰	۱۱۴۹	۰/۸۷D
سرداری	۳۷۳۰	۱۴۶۲	۱۵۰۱	۲۷۳۰	۲۲۶۰	۱۵۴۶	۰/۶۸E
متوسط	۴۳۴۰	۱۲۲۴	۱۱۷۶	۴۰۸۰	۲۴۶۰	۱۲۱۸	۱/۰۰
Lsd (٪۵)	۶۱۰	۳۹۱	۲۴۳	۶۳۰	۵۴۰	۲۶۲	

Lsd : حداقل تفاوت معنی‌دار در سطح ۵٪

مقایسه میانگین SSI ارقام با استفاده از آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ انجام گرفته است. ارقام دارای حروف مشترک از لحاظ آماری با یکدیگر اختلاف معنی دار ندارند

Archive of SID

www.SID.ir



شکل ۱- الف) متوسط ۲۰ ساله دما و بارندگی ایستگاه سنندج ب) متوسط ۱۰ ساله دما و بارندگی ایستگاه قروه ج) تغییرات دما و بارندگی در طی فصل زراعی ۸۰-۷۹ در ایستگاه سنندج د) تغییرات دما و بارندگی در طی فصل زراعی ۸۰-۷۹ در ایستگاه قروه هـ) تغییرات دما و بارندگی در طی فصل زراعی ۸۱-۸۰ در ایستگاه سنندج و) تغییرات دما و بارندگی در طی فصل زراعی ۸۱-۸۰ در ایستگاه قروه

www.SID.ir

در آزمایش گلخانه‌ای اعمال تنش خشکی میزان فتوسنتز برگ پرچم را از ۱۲/۵۷ به ۱/۹۱ میکرو مول CO_2 بر متر مربع بر ثانیه کاهش داد (جدول۲). در شرایط تنش فتوسنتز و کارایی مصرف آب فتوسنتزی ارقام مقاوم بیشتر از ارقام حساس بود. کاهش فتوسنتز با افزایش کارایی مصرف آب فتوسنتزی تحت تنش خشکی همراه بود (شکل۳-ب). این کاهش را می‌توان به نقصان هدایت روزنه‌ای نسبت داد، که تحت تنش حدود ۹۰٪ کاهش یافت. بسته شدن روزنه‌ها در طی تنش گرچه بمنظور کاهش هدررفت آب صورت می‌گیرد، اما بواسطه ممانعت از ورود CO_2 می‌تواند فتوسنتز را به کمتر از نقطه جبرانی کاهش دهد (۱۴). با وجود کاهش هدایت روزنه‌ای، اعمال تنش غلظت CO_2 درون روزنه‌ای را از ۱۸۶/۲ به ۲۷۰/۱ میکرومول بر مول افزایش داد (جدول۲)، که نشان می‌دهد تنش خشکی علاوه بر کاهش هدایت روزنه‌ای، از طریق تأثیر بر مکانیسمهای درونی برگ از فرآوری CO_2 در دسترس نیز جلوگیری می‌نماید(۱). فیشر و همکاران(۱۹۹۸) مجموعه مکانیسمهای درونی برگ را که به فرآوری CO_2 می‌انجامد هدایت مزوفیلی نامیده‌اند. در این آزمایش هدایت مزوفیلی از ۶۸/۹ در شرایط شاهد به ۷/۳۸ میلی‌مول بر متر مربع بر ثانیه در شرایط تنش کاهش یافت. بنابراین کاهش هدایت روزنه‌ای و هدایت مزوفیلی عوامل موثر در نقصان فتوسنتز تحت تنش خشکی می‌باشند. در ارقام مقاوم به خشکی تحت شرایط تنش، هدایت روزنه‌ای ۱۷٪ و هدایت مزوفیلی ۴۶٪ بیشتر از ارقام حساس بود (شکل۲-د و۳- الف).

لذا ممکن است بتوان گفت که مقاومت بیشتر به خشکی با مقادیر بالاتر هدایت مزوفیلی و تا حدی هدایت روزنه‌ای مرتبط است. بسته‌شدن روزنه‌ها برای مدت طولانی می‌تواند به تخریب کلروپلاست(۱۷) و افزایش دمای برگ به میزان ۶-۵ درجه سانتیگراد منتهی شود(۲۰). به همین سبب گفته می‌شود که بسته شدن روزنه‌ها در واکنش به تنش خشکی یک فرایند حفظ آب نیست بلکه با کاهش تورژسانس سلولهای روزنه مرتبط است (۲۷). میزان تعرق در شرایط تنش در ارقام مقاوم که هدایت روزنه‌ای بیشتری داشتند ۱/۳۱ میلی مول آب بر متر مربع بر ثانیه بود، در حالیکه در ارقام حساس در حدود۱/۱۴ می‌باشد. ورونا و کالکاگنو (۱۹۹۱) بیان داشته‌اند که برای عملکرد مطلوب، گیاه باید روزنه‌ها را در طی تنش باز نگه دارد بگونه‌ای که آب و مواد غذایی را بهتر از خاک دریافت کند، در این حالت چنین ژنوتیپهایی می‌توانند بعنوان مقاوم به خشکی مورد توجه قرار گیرند. با وجود هدایت روزنه‌ای و تعرق بیشتر در ارقام مقاوم تحت تنش، محتوای نسبی آب (RWC) در این ارقام ۸٪ بیشتر از ارقام حساس بود (شکل ۲- و). لذا می‌توان گفت ارقام مقاوم توانایی بیشتری در جذب آب از خاک دارند. RWC بالاتر بمعنی توانایی برگ در حفظ مقادیر بیشتری آب در شرایط تنش است. بلوم و همکاران(۱۹۸۱) اظهار داشته‌است ژنوتیپهایی که بدون بستن روزنه‌های خود توانایی حفظ آب بیشتری دارند برای مناطق خشک مناسبند. در این تحقیق عدم همبستگی بین RWC با هدایت روزنه‌ای و میزان تعرق(جدول۴) نشان می‌دهد که هدایت روزنه‌ای و تعرق کمتر باعث افزایش RWC نمی‌شود. شنفلد و همکاران(۱۹۸۸) نیز رابطه‌ای بین RWC و هدایت روزنه‌ای نیافتند. RWC بالاتر ممکن است از طریق قابلیت تنظیم اسمزی حاصل شود(۱۶ و ۲۲). نتایج این آزمایش نشان می‌دهد که تنظیم اسمزی تا آنجائیکه به افزایش غلظت پرولین مربوط می‌شود در RWC برگ موثر نیست، زیرا تنظیم اسمزی ناشی از افزایش غلظت پرولین تحت تنش خشکی درحدود۰/۳۹ مگاپاسکال بود (جدول۳) که از این لحاظ بین ارقام حساس و مقاوم تفاوت معنی داری وجود نداشت (شکل۳-ح). RWC بالاتر ممکن است به سایر ترکیبات تنظیم کننده اسمزی و یا توانایی ریشه در جذب آب مرتبط باشد.

نتایج آزمایش نشان داد که هدایت مزوفیلی تحت تنش خشکی بطور متوسط حدود ۸۹٪ کاهش پیدا کرد(جدول۳). از جمله عوامل مؤثر بر کاهش هدایت مزوفیلی می‌توان کاهش غلظت کلروفیل(۱، ۴ و ۹)، و کاهش غلظت پروتئین(۸ و ۱۸) را ذکر کرد. اعمال تنش خشکی غلظت کلروفیل a را بطور متوسط در حدود ۳۵٪ و کلروفیل b را ۳۸٪ کاهش داد. بدلیل تأثیر متفاوت تنش بر غلظت این دو کلروفیل نسبت کلروفیل aبهb در شرایط تنش ۵٪ افزایش یافت، اما بین ارقام حساس و مقاوم به خشکی از این لحاظ تفاوت معنی‌دار وجود نداشت. استیل و همکاران(۱۹۹۱) بیان داشته‌اند که افزایش این نسبت بواسطه تغییر در سیستمهای فتوسنتزی در جهت نسبت کمتر PSII به PSIتحت تنش خشکی است.تنش خشکی‌مجموع غلظت این دو کلروفیل را بطور متوسط در ارقام حساس ۴۷٪ و در ارقام مقاوم

Archive of SID

www.SID.ir

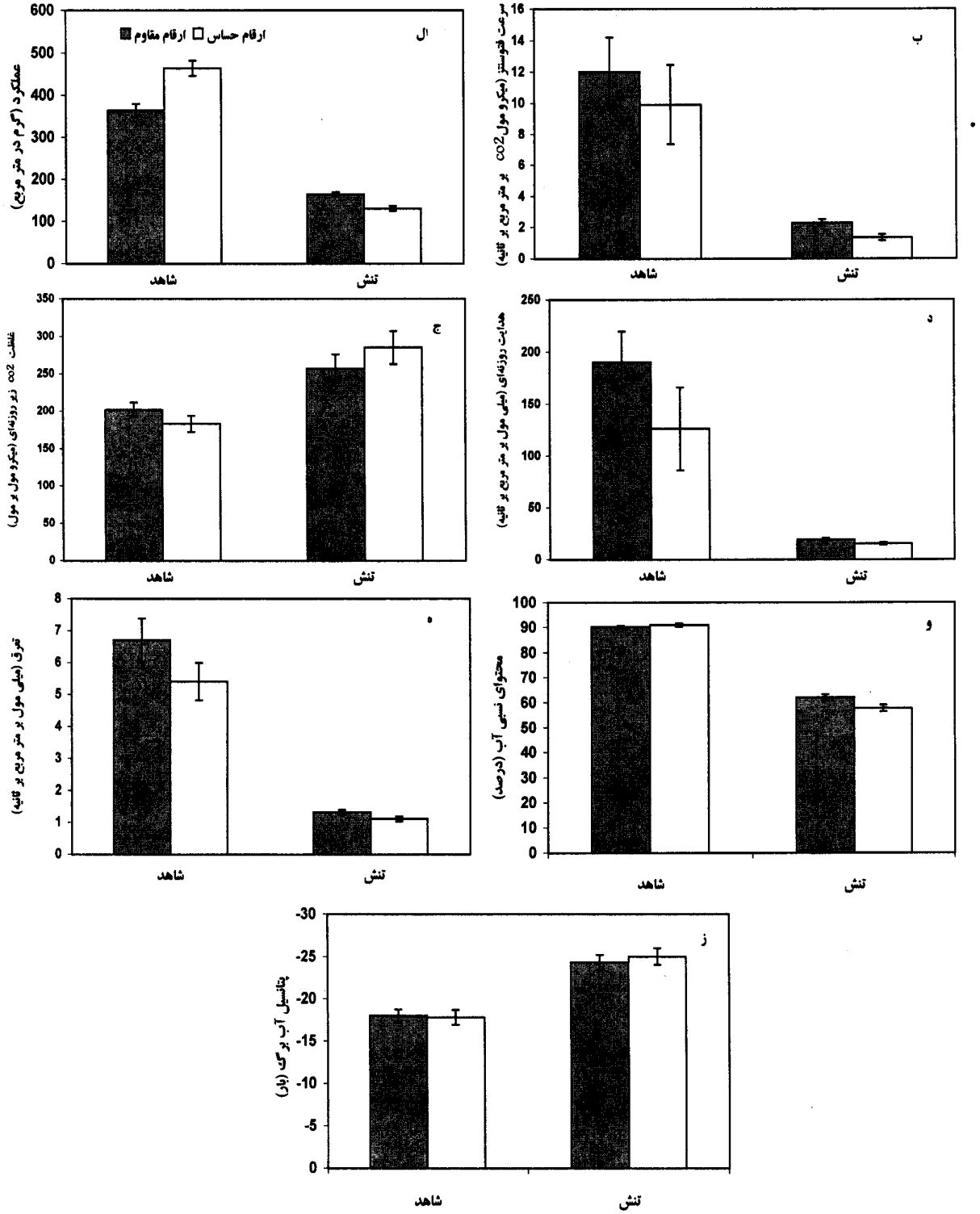
جدول۲- متوسط مقادیر و تجزیه واریانس صفات روزنه‌ای، روابط آبی و سطح مخصوص برگ پرچم در شرایط شاهد و تنش خشکی در ۱۱ رقم گندم. هر عدد میانگین سه تکرار است.

		غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای	سرعت فتوسنتز	هدایت روزنه‌ای	تعرق	محتوای نسبی آب	پتانسیل آب	سطح مخصوص برگ پرچم
	رقم	(میکرومول CO_2 بر مول)	(میکرومول CO_2 در مترمربع در ثانیه)	(میلی‌مول در مترمربع در ثانیه)	میلی‌مول در مترمربع در ثانیه)	(درصد)	bar	(سانتی‌متر مربع بر گرم)
شاهد	الوند	۱۷۰	۱۲/۰	۱۷۸	۷/۲۳	۹۰/۱	−۱۶/۰	۲۱۶۵
	m-75-7	۱۹۹	۸/۲	۱۰۹	۴/۶۹	۹۱/۴	−۱۷/۵	۲۱۰۰
	مهدوی	۱۸۱	۹/۵	۹۰	۴/۲۳	۹۱/۳	−۱۹/۸	۲۰۴۹
	طوس	۱۵۵	۱۵/۰	۱۶۷	۶/۰۰	۹۱/۳	−۱۷/۸	۲۲۶۱
	کراس شاهی	۱۹۱	۱۷/۳	۲۰۵	۵/۳۵	۹۴/۸	−۱۷/۹	۲۱۹۰
	گلینسون	۱۹۵	۱۲/۶	۱۵۷	۷/۳۲	۹۱/۹	−۱۹/۱	۲۰۴۲
	بک‌کراس روشن	۱۴۶	۱۱/۴	۱۷۸	۶/۶۱	۹۱/۴	−۱۴/۷	۲۰۱۵
	سبلان	۲۱۹	۷/۴	۹۶	۵/۳۴	۸۹/۶	−۱۷/۹	۲۱۷۳
	آذر۲	۲۱۸	۱۱/۰	۲۱۹	۸/۰۷	۹۰/۲	−۱۹/۷	۲۴۹۳
	آگوستا-سفید	۱۷۳	۱۳/۵	۱۷۴	۶/۳۶	۹۱/۹	−۱۷/۱	۲۰۲۳
	سرداری	۲۰۰	۲۰/۴	۲۷۰	۷/۱۶	۸۹/۰	−۱۷/۳	۲۳۵۵
	متوسط	۱۸۶	۱۲/۶	۱۶۷	۶/۲۱	۹۱/۲	−۱۷/۷	۲۱۷۰
Lsd شرایط شاهد		۴۳/۲	۴/۰۷	۷۶/۲	۱/۶۲	۴/۰۵	۲/۰۹	۲۱۶
تنش	الوند	۲۷۲	۱/۸۳	۱۷/۱	۱/۴۲	۶۲/۰	−۲۲/۹	۲۰۰۵
	m-75-7	۲۴۹	۱/۴۴	۱۰/۹	۰/۹۰	۵۶/۳	−۲۵/۶	۲۰۵۵
	مهدوی	۳۳۷	۰/۶۴	۱۹/۱	۱/۱۴	۵۵/۹	−۲۶/۴	۱۷۷۴
	طوس	۲۵۶	۲/۴۹	۱۲/۶	۱/۰۶	۵۵/۴	−۲۵/۳	۱۷۸۱
	کراس شاهی	۲۶۱	۲/۱۶	۱۰/۰	۰/۷۹	۶۷/۸	−۲۷/۴	۲۰۹۱
	گلینسون	۳۱۷	۰/۹۱	۱۹/۸	۱/۱۳	۵۹/۹	−۲۷/۸	۱۸۳۲
	بک‌کراس روشن	۲۴۹	۲/۴۷	۱۹/۳	۱/۳۳	۷۴/۲	−۲۵/۷	۱۷۵۹
	سبلان	۲۲۸	۲/۱۵	۱۶/۶	۱/۲۸	۶۳/۴	−۲۵/۲	۲۱۳۱
	آذر۲	۳۰۲	۱/۹۸	۱۹/۳	۱/۲۴	۶۲/۵	−۲۳/۶	۲۰۸۰
	آگوستا-سفید	۲۳۶	۲/۵۴	۱۸/۱	۱/۴۰	۶۲/۴	−۲۶/۲	۱۸۳۸
	سرداری	۲۶۵	۲/۴۴	۲۱/۷	۱/۳۲	۵۹/۱	−۲۲/۴	۲۱۶۲
	متوسط	۲۷۰	۱/۹۱	۱۷/۱	۱/۱۸	۶۱/۴	−۲۵/۳	۱۹۵۵
Lsd شرایط تنش		۶۷/۷	۰/۷۷	۷/۴	۰/۴۲۷	۶/۷۳	۳/۰	۳۰۱
Lsd اثرمتقابل رقم و تنش		۵۵/۱	۲/۹۴	۵/۲	۱/۲۵	۶/۵۹	۲/۵۱	۲۵۴
منابع تغییرات		درجه آزادی						
تنش خشکی		۱ **	**	**	**	**	**	**
رقم		۱۰ *	**	**	**	**	**	**
رقم × تنش		۱۰ n.s	**	**	**	*	*	n.s
c.v		۱۵/۶	۲۵/۵	۲۹/۸	۱۸/۴	۵/۲۹	۷/۸۶	۷/۵۳

Lsd : حداقل تفاوت معنی‌دار در سطح ۵٪

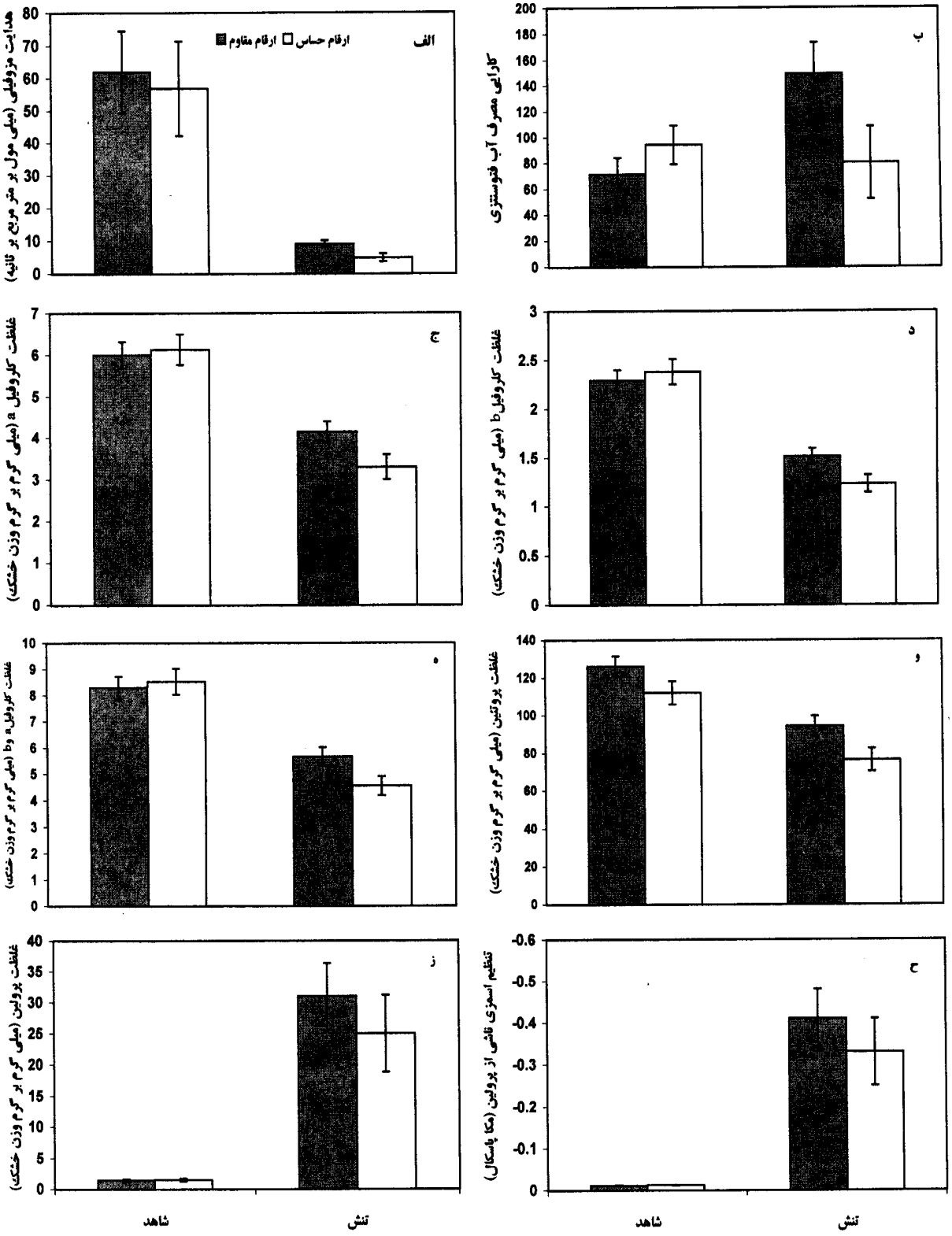
* و** بترتیب معنی دار در سطح ۵ و ۱ درصد

Archive of SID
www.SID.ir



شکل ۲- اثر تنش خشکی بر عملکرد و صفات روزنه‌ای مرتبط با فتوسنتز و روابط آبی در ارقام گندم مقاوم و حساس به خشکی، شرایط شاهد بلافاصله پس از آبیاری و شرایط تنش آبیاری گلدانها به مدت ۵ روز می‌باشد. محتوای آب خاک در شرایط شاهد ۲۱٪ و در شرایط تنش ۷٪ وزنی خاک بود. میلهٔ عمودی انحراف معیار میانگین را در هر گروه از ارقام حساس و مقاوم نشان می‌دهد. در هر شکل دو ستون سمت چپ مربوط به تیمار شاهد و دو ستون سمت راست مربوط به تیمار تنش است.

www.SID.ir



شکل ۳- اثر تنش خشکی بر صفات غیر روزنه‌ای مرتبط با فتوسنتز و روابط آبی در ارقام گندم مقاوم و حساس به خشکی. شرایط شاهد بلافاصله پس از آبیاری و شرایط تنش توقف آبیاری گلدانها به مدت ۵ روز می‌باشد. محتوای آب خاک شرایط شاهد ۲۱٪ و در شرایط تنش ۷٪ وزنی خاک بود. میله‌های عمودی انحراف معیار میانگین را در هر گروه از ارقام حساس و مقاوم نشان می‌دهد. در هر شکل دو ستون سمت چپ مربوط به تیمار شاهد و دو ستون سمت راست مربوط به تیمار تنش است.

www.SID.ir

جدول۳- متوسط مقادیر و تجزیه واریانس کارایی مصرف آب، هدایت مزوفیلی، غلظت کلروفیل، پرولین و پروتئین برگ پرچم در شرایط شاهد و تنش خشکی در ۱۱ رقم گندم. هر عدد میانگین ۳ تکرار است.

		کارایی مصرف آب فتوسنتزی	هدایت مزوفیلی	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل a+b	نسبت کلروفیل a به b	پرولین	پتانسیل اسمزی ناشی از پرولین	پروتئین
		(میکرومول CO_2 بر مول H_2O)	(میلی‌مول CO_2 در مترمربع در ثانیه)	(میلی‌گرم بر گرم وزن خشک)				(میلی‌گرم بر گرم وزن خشک)	بار	(میلی‌گرم در گرم وزن خشک)
شاهد	الوند	۶۸/۳	۷۰/۹	۷/۰۲	۲/۷۰	۹/۷۵	۲/۶۱	۱/۵۹	-۰/۱۲	۱۲۴/۹
	m-75-7	۷۷/۳	۴۱/۲	۵/۶۵	۲/۲۶	۷/۹۳	۲/۴۹	۱/۱۵	-۰/۰۹	۱۰۷/۵
	مهدوی	۱۳۶/۶	۵۲/۲	۵/۷۲	۲/۱۸	۷/۹۲	۲/۶۲	۱/۷۰	-۰/۱۴	۱۰۵/۳
	طوس	۸۹/۲	۹۶/۵	۵/۱۳	۱/۸۹	۷/۰۳	۲/۷۰	۱/۶۲	-۰/۱۲	۱۲۳/۲
	کراس شاهی	۸۴/۴	۹۰/۸	۵/۷۷	۲/۲۱	۸/۰۱	۲/۶۲	۱/۶۵	-۰/۱۳	۱۱۷/۷
	گلینسون	۸۱/۴	۶۴/۶	۶/۸۲	۲/۴۹	۹/۳۴	۲/۷۴	۱/۰۹	-۰/۰۹	۱۵۲/۲
	بک‌کراس روشن	۶۶/۲	۷۸/۲	۵/۸۱	۲/۳۵	۸/۱۹	۲/۴۶	۱/۰۱	-۰/۰۸	۱۲۰/۷
	سبلان	۷۶/۸	۳۳/۶	۷/۴۴	۲/۴۰	۸/۸۷	۲/۶۸	۰/۹۵	-۰/۰۸	۱۱۱/۶
	آذر۲	۵۰/۲	۵۰/۳	۵/۸۵	۲/۲۷	۸/۱۵	۲/۵۸	۱/۵۲	-۰/۱۱	۱۲۶/۰
	آگوستا-سفید	۸۱/۸	۷۸/۰	۵/۳۱	۲/۰۶	۷/۴۰	۲/۵۷	۱/۲۷	-۰/۱۰	۱۱۹/۸
	سرداری	۷۵/۲	۱۰۱/۷	۶/۳۸	۲/۴۳	۸/۸۵	۲/۶۳	۲/۰۴	-۰/۱۵	۱۴۷/۴
	متوسط	۸۰/۷	۶۸/۹	۵/۹۹	۲/۳۰	۸/۲۹	۲/۶۱	۱/۴۲	-۰/۱۱	۱۲۳/۸
Lsd شرایط شاهد		۵۲/۳	۲۴/۹	۱/۳۵	۰/۵۰۲	۱/۸۴	۰/۰۹۳	۰/۴۱	۰/۰۳۵	۲۴/۹
تنش	الوند	۷۴/۲	۶/۷۷	۳/۵۱	۱/۳۵	۴/۸۹	۲/۶۰	۱۸/۵	-۲/۳۴	۷۰/۹
	m-75-7	۱۲۹/۵	۵/۷۷	۳/۱۶	۱/۱۸	۴/۳۷	۲/۶۹	۳۲/۰	-۴/۵۷	۹۳/۸
	مهدوی	۳۵/۳	۱/۸۹	۳/۲۵	۱/۱۶	۴/۴۲	۲/۷۹	۱۹/۱	-۲/۸۵	۶۴/۴
	طوس	۲۰۰/۰	۹/۷۵	۳/۲۹	۱/۲۳	۴/۵۳	۲/۶۷	۲۸/۷	-۴/۳۷	۸۱/۸
	کراس شاهی	۲۳۱/۸	۸/۲۸	۴/۵۶	۱/۶۳	۶/۲۲	۲/۸۱	۵۰/۵	-۶/۱۹	۱۰۴/۱
	گلینسون	۸۴/۸	۲/۸۷	۳/۷۷	۱/۳۶	۵/۱۴	۲/۷۹	۲۱/۹	-۳/۱۰	۱۰۸/۷
	بک‌کراس روشن	۱۷۳/۲	۹/۹۳	۵/۱۴	۱/۸۳	۷/۰۰	۲/۸۰	۲۵/۱	-۲/۷۶	۱۱۸/۱
	سبلان	۱۴۶/۵	۹/۴۴	۴/۹۱	۱/۷۷	۶/۷۰	۲/۷۷	۴۵/۶	-۵/۶۴	۹۹/۹
	آذر۲	۱۰۲/۵	۶/۵۶	۳/۱۷	۱/۲۰	۴/۳۹	۲/۶۲	۲۸/۰	-۳/۵۳	۸۶/۶
	آگوستا-سفید	۲۱۱/۳	۱۰/۷۶	۴/۵۹	۱/۶۵	۶/۲۷	۲/۸۰	۱۷/۴	-۲/۳۵	۹۴/۵
	سرداری	۱۱۸/۶	۹/۲۱	۳/۹۱	۱/۴۲	۵/۳۵	۲/۷۷	۳۹/۲	-۵/۳۹	۹۵/۸
	متوسط	۱۳۵/۲	۷/۳۸	۳/۸۸	۱/۴۲	۵/۳۱	۲/۷۴	۲۹/۶	-۳/۹۴	۹۱/۲
Lsd شرایط تنش		۱۷۲	۴/۷۲	۰/۹۳۱	۰/۳۳۶	۱/۲۵۵	۰/۱۲۰	۴/۹	۰/۶	۱۴/۶
Lsd اثرمتقابل رقم و تنش		۱۲۴	۱۷/۷	۱/۱۲	۰/۴۱۴	۱/۵۳	۰/۱۰۴	۳/۳۷	۰/۴۵	۲۱

منابع تغییرات	درجه آزادی								
تنش خشکی	۱	**	**	**	**	**	**	**	**	**
رقم	۱۰	n.s	**	**	**	**	**	**	**	**
رقم × تنش	۱۰	n.s	**	*	*	*	**	**	**	*
c.v		۲۸/۳	۲۷/۹	۱۳/۹	۱۳/۵	۱۳/۷	۲/۳۱	۱۶/۴	۱۸/۱	۱۲/۲۵

Lsd : حداقل تفاوت معنی‌دار در سطح ۵٪

* و** بترتیب معنی دار در سطح ۵ و ۱ درصد

Archive of SID

www.SID.ir

جدول۴- ضرایب همبستگی بین شاخص حساسیت به تنش، صفات روزنه‌ای، روابط آبی و غلظت کلروفیل، پرولین و پروتئین برگ پرچم در شرایط تنش خشکی در ۱۱ رقم گندم.

	غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای	سرعت فتوسنتز	هدایت روزنه‌ای	مقاومت روزنه‌ای	سرعت تعرق	کارایی مصرف آب فتوسنتزی	هدایت مزوفیلی	محتوای نسبی آب	پتانسیل آب برگ	غلظت کلروفیل a	غلظت کلروفیل b	غلظت کلروفیل a+b	نسبت کلروفیل a به b	غلظت پرولین	تنظیم اسمزی ناشی از پرولین	غلظت پروتئین	سطح مخصوص برگ پرچم
سرعت فتوسنتز	-۰/۷۸**																
هدایت روزنه‌ای	۰/۴۸	-۰/۱۳															
مقاومت روزنه‌ای	-۰/۵۳	۰/۲۲	۰/۹۴**														
سرعت تعرق	۰/۰۱	۰/۲۴	۰/۷۸**	-۰/۸۰**													
کارایی مصرف آب فتوسنتزی	-۰/۷۶**	۰/۷۶**	-۰/۵۴	۰/۶۱*	-۰/۲۹												
هدایت مزوفیلی	-۰/۸۷**	۰/۹۸**	-۰/۲۰	۰/۲۹	۰/۲۱	۰/۸۰**											
محتوای نسبی آب	-۰/۳۳	۰/۴۴	۰/۰۶	۰/۱۸	۰/۱۷	۰/۴۲	۰/۴۴										
پتانسیل آب برگ	-۰/۱۵	۰/۳۷	۰/۳۲	-۰/۳۱	۰/۵۳	-۰/۲۷	۰/۲۸	-۰/۱۱									
غلظت کلروفیل a	-۰/۵۸	۰/۵۱	-۰/۰۵	۰/۲۵	۰/۱۱	۰/۶۰	۰/۶۰	۰/۷۹**	-۰/۲۵								
غلظت کلروفیل b	-۰/۶۲*	۰/۵۵	-۰/۰۷	۰/۲۶	۰/۱۴	۰/۶۱*	۰/۶۳*	۰/۸۱**	-۰/۱۹	۰/۹۹**							
غلظت کلروفیل a+b	-۰/۵۹	۰/۵۲	-۰/۰۵	۰/۲۶	۰/۱۲	۰/۶۰	۰/۶۱*	۰/۸۰**	-۰/۲۴	۰/۹۹**	۰/۹۹**						
نسبت کلروفیل a به b	-۰/۰۶	-۰/۰۲	۰/۰۹	۰/۰۸	-۰/۱۶	۰/۳۱	۰/۰۷	۰/۳۲	-۰/۶۳*	۰/۶۶*	۰/۵۸	۰/۶۴*					
غلظت پرولین	-۰/۴۰	۰/۳۳	-۰/۵۵	۰/۷۲*	-۰/۶۴*	۰/۴۸	۰/۳۴	۰/۲۰	-۰/۰۱	۰/۳۴	۰/۳۳	۰/۳۴	۰/۲۱				
تنظیم اسمزی ناشی از پرولین	-۰/۳۵	۰/۲۶	-۰/۵۷	۰/۶۹*	-۰/۶۹*	۰/۴۲	۰/۲۷	-۰/۰۳	۰/۰۱	۰/۱۶	۰/۱۵	۰/۱۶	۰/۱۷	۰/۹۷**			
غلظت پروتئین	-۰/۴۱	۰/۳۵	-۰/۰۴	۰/۲۸	-۰/۱۴	۰/۵۲	۰/۳۸	۰/۶۵*	-۰/۳۵	۰/۷۰*	۰/۶۸*	۰/۷۰*	۰/۵۲	۰/۳۹	۰/۲۷		
سطح مخصوص برگ پرچم	-۰/۲۸	۰/۲۰	-۰/۲۵	۰/۳۰	-۰/۲۳	۰/۰۴	۰/۱۷	۰/۰۱	۰/۴۸	۰/۰۱	۰/۰۴	۰/۰۱	-۰/۲۴	۰/۷۰*	۰/۶۷*	۰/۰۶	
شاخص حساسیت به تنش	۰/۱۸	-۰/۵۲	-۰/۵۴	۰/۶۰*	-۰/۳۷	-۰/۲۰	-۰/۴۷	-۰/۲۵	-۰/۳۵	-۰/۲۳	-۰/۲۰	-۰/۲۶	۰/۲۶	-۰/۲۶	۰/۲۷	-۰/۴۱	-۰/۳۵

* و** بترتیب معنی دار در سطح ۵ و ۱ درصد

۳۲٪ کاهش داد(شکل۳-ه)، اشرف و همکاران(۱۹۹۴) این کاهش را در ارقام حساس ۴۳٪ و در ارقام مقاوم ۲۵/۵٪ گزارش کردند. همبستگی مثبت بین غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای و غلظت کلروفیل b تحت تنش نشان می‌دهد که در ارقام دارای مقادیر بالاتر کلروفیل b فرآوری CO_2 بیشتر است(جدول۴). همبستگی مثبت و معنی‌دار بین هدایت مزوفیلی و غلظت کلروفیل ممکن است بر این موضوع دلالت داشته باشد که کاهش غلظت کلروفیل عامل مهمی در کاهش هدایت مزوفیلی است. بنابراین گزینش در جهت ارقام دارای توانایی حفظ کلروفیل تحت شرایط کم آبی می‌تواند به رفع مانع غیر روزنه‌ای فتوسنتز کمک کند.

اعمال تنش خشکی غلظت پرولین برگ را بطور متوسط از ۱/۴۲ به ۲۹/۶ میلی گرم بر گرم وزن خشک افزایش داد، اما در هر دو شرایط شاهد و تنش بین دو گروه ارقام حساس و مقاوم از لحاظ غلظت پرولین تفاوت آماری وجود نداشت. بنابراین نتایج این آزمایش ارتباط مشخصی بین مقاومت به خشکی و تجمع اسید آمینه پرولین را نشان نمی‌دهد. به هر حال همبستگی مثبت و معنی‌داری بین غلظت پرولین و نیز تنظیم اسمزی ناشی از پرولین با مقاومت روزنه‌ای مشاهده شد. بنابراین می‌توان گفت که تجمع پرولین در شرایط تنش می‌تواند به بسته شدن روزنه‌ها بیانجامد. همبستگی منفی و معنی‌دار بین تنظیم اسمزی ناشی از تجمع پرولین و تعرق بر این نکته دلالت می‌کند که تجمع پرولین از طریق افزایش مقاومت روزنه‌ای تعرق را کاهش می‌دهد. در این آزمایش بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق در ارقام حساس بیشتر دیده شد. بنابراین بسته شدن روزنه برخلاف آنچه ورونا و کالکاگنو (۱۹۹۱) اظهار می‌دارند یک فرایند غیر فعال نیست بلکه به تجمع پرولین مرتبط است. همبستگی مثبت بین SLA و غلظت پرولین نشان می‌دهد که مکانیسم تجمع پرولین در ارقام دارای برگهای نازکتر بیشتر روی می‌دهد.

تنش خشکی غلظت پروتئین برگ را کاهش داد. متوسط غلظت این ترکیبات در شرایط تنش در ارقام مقاوم ۹۴/۲ و در ارقام حساس ۷۶/۳ میلی گرم بر گرم وزن خشک بود. غلظت بیشتر پروتئین در ارقام مقاوم ممکن است با مقاومت به خشکی

Archive of SID

www.SID.ir

آنها مرتبط باشد. کاهش غلظت پروتئین در شرایط تنش که با کاهش آنزیم روبیسکو و نقصان فتوسنتز همراه است(۸، ۱۵) بدلیل افزایش فعالیت آنزیمهای تجزیه کننده پروتئین می‌باشد (۸). بر همین اساس کولشرشتا و همکاران (۱۹۸۷) بیان داشته‌اند که محتوای پروتئین را می‌توان بعنوان یک معیار بمنظور ارزیابی مقاومت به خشکی در گندم مورد استفاده قرار داد. از طرف دیگر همبستگی مثبت و معنی‌دار بین غلظت پروتئین و کلروفیل در این آزمایش نشان می‌دهد که غلظت بیشتر پروتئین با حفظ کلروفیل برگ همراه است. در کل هدایت مزوفیلی بیشتر تحت تنش خشکی در ارقام مقاوم نسبت به ارقام حساس را می توان به غلظت پروتئین و کلروفیل بیشتر و محتوای نسبی آب بالاتر آنها نسبت داد.

گرچه در شرایط تنش محتوای نسبی آب در ارقام مقاوم بیشتر از ارقام حساس بود، اما بین این دو گروه از لحاظ پتانسیل آب برگ پرچم تفاوتی وجود نداشت. بنظر می‌رسد که RWC شاخص مناسبتری برای گزینش در جهت مقاومت به خشکی در مقایسه با پتانسیل آب برگ باشد. شونفلد و همکاران (۱۹۸۸) مشاهده کردند که رقم مقاوم به خشکی گندم RWC بیشتری در مقایسه با رقم حساس داشت، اما این دو تفاوتی از لحاظ پتانسیل آب برگ نداشتند. سینکلایر و لادلاو (۱۹۸۵) نیز بیان داشته‌اند که RWC ممکن است تعادل بین آب تأمین شده برای برگ و سرعت تعرق را بهتر از سایر اجزاء روابط آبی منعکس کند، لذا آنرا شاخص مناسبی برای نشان دادن وضعیت آبی برگ دانسته‌اند. نتایج آزمایش نشان داد که همبستگی مثبت و معنی‌داری بین RWC با غلظت کلروفیل a، b و مجموع آنها در سطح ۱٪ و غلظت پروتئین در سطح ۵٪ وجود دارد. کاستریلو و تروجیلو (۱۹۹۴) نیز همبستگی مثبتی را بین RWC و غلظت کلروفیل، پروتئین و فعالیت رابیسکو مشاهده کردند. باتوجه به نقش پروتئین و کلروفیل در حفظ فتوسنتز و مقاومت به خشکی، می‌توان از RWC بعنوان یک شاخص در جهت مقاومت به خشکی استفاده کرد. استفاده از RWC بعنوان شاخصی بمنظور گزینش در جهت مقاومت به خشکی پیشنهاد شده‌است(۹، ۲۱، ۲۲). اندازه‌گیری RWC نسبتا ساده و سریع است و تنوع ژنتیکی زیادی نیز از این لحاظ بین ژنوتیپهای گندم وجود دارد(۲۲). در این مطالعه مشاهده شد که ارقام مقاومی همچون سرداری، آگوستا-سفید، آذر ۲ و سبلان تحت شرایط تنش مزرعه ای بیشترین عملکرد و کمترین شاخص حساسیت به تنش را دارا بودند، از طرف دیگر این ارقام در آزمایش گلخانه ای تحت شرایط تنش سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه ای، هدایت مزوفیلی، غلظت کلروفیل، غلظت پروتئین و محتوای نسبی آب بیشتری در مقایسه با ارقام حساس به خشکی دارا بودند. اما بین دو دسته ارقام فوق تفاوت معنی داری از لحاظ پتانسیل آب برگ، غلظت پرولین و تنظیم اسمزی ناشی از تجمع این اسید آمینه دیده نشد. بنابراین استفاده از صفاتی همچون RWC بالاتر، هدایت روزنه‌ای بیشتر و حفظ غلظت پروتئین و کلروفیل تحت تنش خشکی بعنوان شاخص گزینشی در جهت مقاومت به خشکی می‌تواند بسیار کارآمد باشد.

مراجع مورد استفاده

REFERENCES

۱. احمدی، ع. و د. آ. بیکر، ۱۳۷۹. عوامل روزنه ای وغیر روزنه ای محدود کننده فتوسنتز درگندم درشرایط تنش خشکی. مجله علوم کشاورزی ایران. جلد ۳۱، شماره ۴: ۸۲۵- ۸۱۳

۲. میقانی، ف. ۱۳۷۹. فیزیولوژی مقاومت به شوری در گندم، رساله دکتری گروه زیست شناسی دانشکده علوم دانشگاه تهران.

3. Ashraf, M.Y., A. R. Azmi, A. H. khan, & S. A. Ala. 1994. Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat. Acta Physiologiae Plantarum. 16(3): 18 5-191

4. Bates, l. S., R. P. Waldern, & I. D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil. 39:205-207

5. Behera, R. K., P. C. Mishra, & N. K. Choudhury. 2002. High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. J. of Plant Physiol. 159: 967-973

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

7. Blum, A., G. Gozlan, & J. Mayer.1981. The manifestation of dehydration avoidance in wheat breeding germplasm. Crop Sci. 21: 495-499

Archive of SID

www.SID.ir

8. Castrillo, M. & A. M. Calcargo. 1989. Effects of water stress and rewatering on ribulose–I,5-bisphosphate carboxylase activity, chlorophyll and protein contents in two cultivars of tomato. J. of Horticultural Sci. 64(6): 717 –724
9. Castrillo, M. & I. Turujillo. 1994. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity and chlorophyll and protein contents in two cultivares of french bean plants under water stress and rewatering. Photosynthtica 30: 175-181
10. Colmer, T. D., E. Epstein, & J. Dvorak. 1995. Differential solute regulation in leaf blades of various ages in salt-sensitive wheat and salt-tolerant wheat× *Lophopyrum elongatum* (Host). Plant Physiol. 108: 1715-1724.
11. Estill, K., R. H. Delany, W. K. Smith, & R. L. Ditterline. 1991. Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. Crop Sci. 31: 1229-1233
12. Fischer, R. A., D. Rees, K. D. Sayre, Z. M. Lu, A. G. Candon, & A. L. Saavedra. 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. Crop Sci. 38: 1467-1475
13. Fischer, R. A. & R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I, growth yield reponses. Aust. J. of Agric. Res. 29: 897 – 912
14. Francisco, I. P., L. S. Endolz, & J. Pardos. 1995. Constraints by water stress on plant growth. In: M. Pessarkli (ed.). Plant and crop stress. 247-260
15. Hanson, A. D. & Hitz, W. D. 1982. Metabolic responses of mezophytes to plant water deficit. Annu. Review of Plant Physiol. 33: 163-203
16. Johnson, R. C., H. T. Nguyen, & L. I. Croy. 1984. Osmotic adjustment and solute accumulation in two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Sci. 24: 947-962
17. Jones, M. N., N. C. Turner, & C. B. Osmond. 1981. Mechanisms of drought resistance. In: L. G. Paleg and A. Aspinal (Eds.) The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic press. 15-35
18. Kulshreshtha, S., D. P. Mishra, & R. K. Gupta. 1987. Changes in contents of chlorophyll, proteins and lipids in whole chloroplast and chloroplast membrane fractions at different leaf water potentials in drought resistant and sensitive genotype of wheat. Photosynthetica 21: 65–70
19. Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 35: 299-319
20. Rawson, J. M., N. C. Turner, & J. E. Begg. 1978. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits.4. Photosynthesis, transpiration and water use efficiency in leaves. Aust. J. Plant Physiol. 5: 195-209
21. Ritchie, S. W., H. T. Nguyen, & A. S. Haloday. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Sci. 30:105-111
22. Schonfeld, M. A., R. C. Johnson, B. F. Carver, & D. W. Mornhinweg. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. Crop Sci. 28: 526-531
23. Shiferaw, B. & D. A. Baker. 1996. An evaluation of drought screening techniques for *Eragrotis tef*. Trop. Sci. 36: 74-85
24. Sinclair, T. R. & M. M. Ludlow. 1985. Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. Aust. J. Plant Physiol. 12: 213-217
25. Sinha N. C. & B. D. Patil. 1986. Screening of barley varieties for drought resistance. Plant Breeding. 97: 13-19
26. Van Oosten, J.J., D. Wilkins & R. T. Besford. 1995. Acclimation of tomato to different carbon dioxide concentrations. Relationships between biochemistry and gas exchange during leaf development. New Phytol. 130: 357-367
27. Verona, C. & F. Calcagno. 1991. Study of stomatal parameters for selection of drought resistant varieties in *Triticum durum*. Euphytica 57: 275-283
28. Winter, S. R., J. T. Musick & K. B. Porter. 1988. Evaluation of screening techniques for breeding drought resistant winter wheat. Crop Sci. 28: 512-516

Archive of SID

www.SID.ir

Stomatal and Nonstomatal Limitations to Photosynthesis and Their Relationship with Drought Resistance in Wheat Cultivars

A. SIOSEMARDEH[1], A. AHMADI[2], K. POUSTINI[3] AND H. EBRAHIMZADEH[4]

1, 2, 3, Ph. D. Student, Assistant Professor and Associate Professor Faculty of Agriculture, University of Tehran,

4, Professor, Faculty of Sciences, University of Tehran

Accepted July, 9, 2003

SUMMARY

Investigation of stomatal and nonstomatal parameters limiting photosynthesis(p_n) under water stress condition may provide a means to understand physiological bases of drought resistance. In a greenhouse experiment leaf gas exchange, water relations, chlorophyll, soluble protein and proline content of 11 wheat cultivars were studied. Based on a two-year field trial, according to stress susceptibility index (SSI), cultivars were divided into three groups of tolerant, semitolerant and sensitive. Generally, water stress caused a significant reduction in P_n and leaf conductance (g_s), while increased internal CO_2 concentration (C_i) and instantaneous water use efficiency (WUE). Resistant cultivars exhibited a higher g_s and transpiration rate (T_r), yet maintaining higher leaf relative water content (RWC). Under water stress condition, an osmotic adjustment of about 0.39 Mpa was attributed to proline accumulation. There was a positive correlation between proline concentration and stomatal resistance. Cultivars with higher proline content, possessed a lower T_r and specific leaf area (SLA). As water stress progressed, both soluble protein and chlorophyll concentration decreased. Cultivars with higher chlorophyll contents showed a lower Ci, accompanied by a higher mesophyle conductance. Positive and significant correlations were obtained for RWC and chlorophyll as well as RWC and protein concentration. It was concluded that inhibition of P_n under water stress conditions was due mainly to reduced mesophyl conductance (non-stomatal factor) rather than stomatal factors. Drought resistance was related to conservation of leaf water content.

Key words: Wheat, Drought stress, Gas exchanges, Leaf protein

Archive of SID

www.SID.ir