مجله علوم کشاورزی ایران
جلد ۳۵، شماره ۳، سال ۱۳۸۳ (۷۶۳-۷۵۳)

اثر تنش خشکی بر کربوهیدرات‌های محلول، کلروفیل و پرولین در چهار رقم گندم سازگار با شرایط متفاوت اقلیمی ایران

علی احمدی[1] و عادل سی و سه مرده[2]
۱، استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران و ۲، عضو هیئت علمی دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان
تاریخ پذیرش مقاله ۸۲/۱۲/۱۳

خلاصه

مطالعه واکنش‌های فیزیولوژیک ارقام مختلف گندم به تنش خشکی می‌تواند به شناسایی مکانیسم‌های موثر در مقاومت به خشکی کمک‌کند.دراین راستا طی یک آزمایش مزرعه‌ای اثر تنش خشکی بر غلظت کلروفیل، کربوهیدرات‌های محلول و پرولین برگ پرچم در ۴ رقم گندم کشت شده در اقلیمهای مختلف ایران در سال زراعی ۸۰-۷۹ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج با استفاده از یک طرح بلوک کامل تصادفی در سه تکرار مورد بررسی قرارگرفت. نمونه‌برداری از برگ پرچم تیمار شاهد و تنش در دو مرحله خوشه‌رفتن و ۲۰ روز پس‌ازگلدهی بلافاصله قبل از آبیاری تیمار تنش صورت‌گرفت. پتانسیل آب خاک تیمار تنش در این دو نمونه‌برداری بترتیب ۲/۲۶- و ۵/۱۵- مگاپاسکال بود. تنش خشکی عملکرد دانه ارقام چمران، M-75-7، الوند و تجن را بترتیب ۲، ۸، ۲۲ و ۳۴ درصد کاهش داد. در اولین مرحله نمونه‌برداری، غلظت کلروفیل a و b در رقم حساس تجن برخلاف سه رقم دیگر تحت تاثیر تنش قرارنگرفت. در این مرحله تنش خشکی نسبت کلروفیل a به b را در رقم مقاوم چمران بیشتر از سایر ارقام افزایش‌داد. در مرحله دوم نمونه برداری کاهش قابل توجه‌ای در مقدار کل کلروفیل در هر دو تیمار رطوبتی مشاهده گردید که بیشترین کاهش در محتوای کلروفیل رقم چمران مشاهده شد. نتایج آزمایش نشان داد که غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ پرچم در هر دو شرایط شاهد و تنش در ۲۰ روز پس از گلدهی بیشتر از مرحله خوشه‌رفتن است. تنش خشکی غلظت این ترکیبات را در ارقام تجن و چمران افزایش داد، که ممکن‌است با نقش این ترکیبات در تنظیم اسمزی مرتبط باشد و یا نشان دهنده محدویت دانه بعنوان مقصد در پذیرش کربوهیدرات‌های محلول برگ باشد. برخلاف سایر ارقام، غلظت کربوهیدراتهای محلول در مرحله خوشه دهی در رقم الوند کاهش نشان داد که با بیشترین کاهش در میزان کلروفیل در همین رقم همراه بود. میزان پرولین در شرایط تنش خشکی در هر دو مرحله اندازه گیری در کلیه ارقام افزایش نشان داد. در هردو مرحله مورد بررسی رقم حساس تجن بیشترین و رقم مقاوم چمران کمترین افزایش را در غلظت پرولین تحت تنش نشان دادند. از اینرو شاید بتوان از غلظت پایین این اسید آمینه بعنوان ابزاری برای انتخاب ارقام مقاوم به خشکی گندم نان استفاده کرد.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش خشکی، کلروفیل، کربوهیدرات‌های محلول، پرولین

مقدمه

واکنش گیاهان به تنش خشکی به ماهیت کمبود آب وابسته است ومی‌تواند بصورت: پاسخهای فیزیولوژیکی به تنش خشکی کوتاه مدت (پاسخ کوتاه مدت)، تطابق غیرقابل‌توارث با سطح مشخصی از تنش خشکی (پاسخ میان مدت) و تطابق قابل‌توارث با خشکی (پاسخ بلند مدت) طبقه‌بندی شود. پاسخ کوتاه مدت به تنش آب باکاهش حداکثر جذب CO_2 همراه است. از جمله واکنش‌های میان مدت به تنش خشکی، تنظیم اسمزی بوسیله تجمع نمکهای‌آلی وپاسخ بلند مدت به خشکی شامل الگوهای ژنتیکی تسهیم زی توده می‌باشد(۱۹). مطالعه واکنش‌های فوق

مکاتبه کننده: علی احمدی

در گیاهان زراعی از جمله گندم تحت شرایط تنش خشکی می‌تواند به شناسایی مکانیسم‌های موثر در مقاومت به خشکی کمک کند. تنش خشکی در حقیقت کاهش پتانسیل آب خاک است. در چنین شرایطی گیاه بمنظور ادامه جذب آب، از طریق تجمع ترکیبات اسمزی از جمله کربوهیدرات‌های محلول و پرولین پتانسیل اسمزی خود را کاهش می‌دهد و بعبارت دیگر تنظیم اسمزی صورت می‌گیرد(۱۵). در فرایند تنظیم اسمزی تورژسانس و فرایندهای وابسته به آن تحت شرایط کمبود آب ادامه می‌یابد. از اینرو تنظیم اسمزی به توسعه سلولی و رشد گیاه در تنش آبی کمک می‌کند(۱۹).

تجمع پرولین در بافتهای گیاهی که آب از دست داده‌اند اولین بار در سال ۱۹۵۴ گزارش شد(۱۹). افزایش غلظت این اسید آمینه که به تنظیم اسمزی کمک می‌کند، ناشی از چند عامل گزارش شده‌است از جمله: ممانعت از تجزیه پرولین، جلوگیری از ورود پرولین به پروتئین و یا افزایش تجزیه پروتئین که ممکن است با کاهش رشد همراه باشد(۱۱). نتایج آزمایشات نشان داده‌اند که تجمع پرولین وکربوهیدرات‌های محلول درجهت تنظیم اسمزی درصورتی روی می‌دهد که پتانسیل آب بیش ازیک مگاپاسکال کاهش یابد (۱۹). سابری واسمیت (۱۹۹۵) مشاهده کردند که تحت تنش خشکی وشوری محتوای ساکارز واسیدهای آمینه در۶ واریته گندم افزایش یافت. درگندم تحت تنش شوری گلایسین بتائین وساکارز ودر شرایط تنش خشکی پرولین محلولهای اسمزی غالب بوده‌اند (۱۹). در مطالعه‌ای بر روی دو واریته حساس ومقاوم گندم دوروم مشاهده‌شد که افزایش کربوهیدرات‌های محلول در رقم مقاوم به خشکی درمقایسه باپرولین شاخص مناسبتری برای نشان دادن پتانسیل مقاومت به خشکی است، زیرا پرولین تحت استرس خشکی کمتر افزایش یافت ومیزان افزایش آن درهردو واریته حساس و مقاوم یکسان بود(۱۰). با این وجود گزارش شده است که تحت تنش خشکی و شوری محتوای پرولین در رقم گندم مقاوم بیشتر از رقم حساس بود(۱۱). در مجموع پذیرفته شده است که کاهش در تورژسانس عامل اولیه تجمع پرولین تحت تنشهای شوری و خشکی می‌باشد. کاهش تورژسانس باعث فعال شدن یک توالی پیچیده از فرایندهای تطابقی مرتبط با سطح تحمل گیاه به تنش می‌شود(۲).

حفظ غلظت کلروفیل تحت تنش به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می کند. در گیاهان زراعی بین ارقام تفاوتهایی از لحاظ غلظت کلروفیل وجود دارد. برخی تحقیقات نشان داده‌اند که ارقام پاه کوتاه گندم سطح برگ پرچم کوچکتر، غلظت کلروفیل بیشتر وظرفیت تبادل خالص CO_2بیشتری درمقایسه با ارقام پابلند دارند(۵). در گیاهان زراعی گزارش‌هایی در رابطه با واکنش متفاوت کلروفیل به خشکی در ارقام حساس و مقاوم (۷) و یا عدم تأثیر تنش خشکی بر غلظت کلروفیل ارائه شده است (۱۳). به نظر می‌رسد که کاهش فتوسنتز تحت تنش تاحدی بواسطه کاهش غلظت کلروفیل است. پسارکلی(۱۹۹۹) بیان می‌دارد که دوام‌فتوسنتز وحفظ کلروفیل برگ تحت شرایط تنش ازجمله شاخص‌های فیزیولوژیکی مقاومت به تنش است.

نتایج حاصل از تحقیقات در رابطه با واکنش‌های فیزیولوژیکی ارقام گندم به تنش خشکی متفاوت و گاهی متناقض می‌باشد. این تفاوتها به دلیل مواد گیاهی متفاوت و تا حدودی نیز بعلت شرایط متفاوت آزمایش است. بهرحال برای هر شرایط آزمایشی خاص بنظر میرسد بتوان شاخص‌های فیزیولوژیکی را در ارقام مشخص به عنوان واکنش‌های تطابقی سودمند شناسایی نمود و از آنها برای به‌نژادی و تولید ارقام با ویژگیهای سازگار با شرایط کمبود آب استفاده کرد. دراین راستا در تحقیق حاضر چهار رقم گندم که معرف ارقام گندم اصلاح شده برای چهار اقلیم آب‌وهوایی اصلی ایران است انتخاب شده و تعدادی از واکنش‌های فیزیولوژیکی آنها به تنش خشکی مورد مطالعه و مقایسه قرار گرفت. تغییرات غلظت کلروفیلaو b به عنوان یک واکنش کوتاه مدت به تنش و معیاری از توان حفظ قدرت منبع در شرایط تنش خشکی مورد بررسی قرار گرفت. تغییرات ترکیبات اسمزی آلی شامل کربوهیدرات‌های محلول وپرولین نیز به عنوان واکنش میان مدت به خشکی ارزیابی شد که شاخصی برای تنظیم اسمزی تحت شرایط تنش می باشند.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی۸۰-۱۳۷۹ درقالب یک آزمایش مزرعه‌ای در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع درکرج بصورت اسپلیت پلات درقالب طرح بلوکهای کامل تصادفی و در سه تکرار اجرا گردید. دو سطح آبیاری معمول و

تنش خشکی بعنوان فاکتور اصلی در نظر گرفته شدند و چهار رقم گندم بعنوان فاکتور فرعی در کرتهای فرعی قرار داده شدند. هر کرت فرعی شامل ۶ خط ۶ متری از یک رقم با فاصله خطوط ۲۰سانتیمتر و تراکم ۴۰۰ بذر در متر مربع بود که در ۱۰ آبان ماه کشت شده و در همان روز آبیاری شدند. ارقام مورد استفاده شامل چمران، الوند، m-75-7 و تجن بودند که بترتیب معرف ارقام مناطق گرم و خشک، سرد، معتدل و ساحل خزر می‌باشند. قبل از شروع تیمار تنش نمونه‌های خاک از عمق ۳۰ تا ۵۰ سانتیمتری کرتهای آزمایشی تهیه و با استفاده از دستگاه صفحه فشاری معادله رطوبتی خاک تهیه گردید (معادله۱)، از این معادله برای تبدیل درصد رطوبت خاک منطقه ریشه به پتانسیل آبی استفاده شد.

(معادله۱)

(درصد رطوبت خاک) ۰/۸۵ + ۱۱/۹۵-= پتانسیل آب خاک (مگاپاسکال)

تمامی کرتهای آزمایشی تا ابتدای مرحله ساقه‌رفتن به طور یکسان و همزمان آبیاری شدند. پس از آن در حالیکه تیمار شاهد در ۵ مرحله آب آبیاری دریافت‌نمود، تیمار تنش خشکی براساس پتانسیل آبی خاک وبه کمک معادله رطوبتی خاک مزرعه آزمایشی (معادله ۱) دردومرحله آبیاری‌شد. آبیاری اول تیمار تنش پس از مرحله ساقه‌رفتن زمانی صورت گرفت که پتانسیل آبی خاک در تیمار تنش معادل ۲/۲۶- مگاپاسکال بود و گیاهان در مرحله خوشه دهی تحت تنش بودند(تنش مرحله اول). ۲۵ روز پس از این آبیاری زمانی که پتانسیل آبی خاک به ۵/۱۵- مگاپاسکال رسید و گیاهان در مرحله ۲۰ روز پس از گلدهی تحت تنش قرارداشتند آبیاری دوم تیمار تنش صورت گرفت (تنش مرحله دوم). در تمامی مراحل آبیاری تیمارهای شاهد و تنش به کمک پمپ و کنتور آب میزان آب مصرفی در هر کرت اصلی اندازه‌گیری شد. بر این اساس بررسی میزان آب مصرفی نشان داد که مقدار آب مصرف شده در تیمار تنش۵۰٪ تیمار شاهد بود. بلافاصله قبل از آبیاری اول و دوم تیمار تنش به ترتیب در مراحل خوشه رفتن و ۲۰ روز پس از گلدهی نمونه‌هایی از برگ پرچم در هر دو تیمار شاهد و تنش به طور تصادفی تهیه شد. در هر تیمار نمونه‌برداری در حدود ساعت ۱۱ صبح صورت گرفت و نمونه‌ها شامل حدود ۲۰ برگ پرچم بود که از دو خط وسط نیم متر سوم هر کرت برداشت شدند. بمنظور جلوگیری از تغییر غلظت پرولین و کربوهیدراتهای محلول نمونه‌ها در طی انتقال به آزمایشگاه، برگ پرچم پس از غوطه‌ورشدن در ازت مایع برای اندازه گیریهای مورد نظر به آزمایشگاه منتقل گردید و تا زمان استفاده در دمای ۲۰- درجه سانتیگراد نگهداری شدند. در مرحله رسیدگی پس از حذف ۲ متر ابتدا و یک متر انتها و نیز حذف دو خط کناری در هر واحد آزمایشی، ۴ خط سه متری باقیمانده برداشت شده و وزن کل زیست‌توده اندازه‌گیری شد. این نمونه‌ها سپس با کمباین کوچک برداشت غلات کوبیده‌شدند و عملکرد دانه اندازه‌گیری شد.

به منظور اندازه‌گیری غلظت کربوهیدرات‌های محلول نمونه‌های برگ پرچم ابتدا در دمای ۸۰ درجه سانتی گراد بمدت ۴۸ ساعت خشک شدند، پس از آن کربوهیدرات‌های محلول ازطریق سه بار عصاره گیری یک گرم ماده‌خشک برگ در ۱۵ میلی‌لیتر الکل اتیلیک داغ ۸۰ درصد استخراج شد و عصاره حاصل با استفاده از ۵ میلی‌لیتر سولفات روی ۵٪ و۴/۷ میلی لیتر هیدروکسیدباریم ۰/۳ نرمال صاف گردید (۲). پس ازاضافه کردن یک میلی‌لیتر فنل ۵٪ و۵ میلی‌لیتر اسید سولفوریک غلیظ به ۲ میلی لیتر از نمونه‌های صاف شده غلظت کربوهیدرات‌های محلول بوسیله اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۳۵ نانومتر و با توجه به منحنی استاندارد حاصل از غلظتهای مختلف گلوکز تعیین گردید(۲). بمنظور اندازه‌گیری پرولین ۰/۵ گرم از نمونه‌های تر برگ پرچم در ۱۰ میلی‌لیتر اسیدسولفوسالیسیلیک ۳٪ بوسیله هاون هموژن شده و عصاره حاصل صاف گردید. به ۲ میلی‌لیتر از عصاره صاف شده‌فوق ۲ میلی‌لیتر اسیداستیک و ۲ میلی‌لیتر اسید ناین هیدرین(شامل: ۰/۰۵ گرم ناین‌هیدرین، ۱/۲ میلی‌لیتر اسیداستیک و ۰/۸ میلی‌لیتر اسید ارتوفسفریک ۶ مولار) اضافه شد. محلول حاصل به مدت یک ساعت در حمام آب و در دمای ۱۰۰ درجه سانتی گراد قرار داده‌شد، پس از آن برای پایان یافتن واکنش لوله‌های آزمایش در داخل یک بستر یخی قرار گرفتند و ۴ میلی‌لیتر تولوئن به هر لوله اضافه‌شد. غلظت پرولین نمونه ها در تولوئن بااستفاده از اسکپتروفتومتر در طول موج ۵۲۰ نانومتر و در نهایت با توجه به منحنی استاندارد حاصل از غلظتهای مختلف

پرولین، میزان پرولین نمونه‌ها برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر محاسبه شد(۴). بمنظور اندازه‌گیری کلروفیل نیز ۰/۵ گرم از نمونه‌های تر برگ پرچم در ۵ میلی‌لیتر استن هموژن گردید، پس ازاضافه کردن ۳ میلی‌لیتر اتر میزان جذب نمونه‌های حاصل بااستفاده از اسپکتروفتومتر در طول موجهای ۶۶۳ و ۶۴۵ نانومتر قرائت شده وغلظت کلروفیل آنها بر اساس روابط زیر تعیین گردید(۳).

۵۰۰/حجم نمونه اسخراج شده×{(جذب در ۶۴۵ نانومتر)۲/۶۹- (جذب در ۶۶۳ نانومتر)۱۲/۷}= میلی گرم کلروفیل aدر هر گرم وزن تر

۵۰۰/حجم نمونه اسخراج شده×{(جذب در ۶۶۳ نانومتر)۴/۶۹- (جذب در ۶۴۵ نانومتر)۲۲/۹}= میلی گرم کلروفیل bدر هر گرم وزن تر

۵۰۰/حجم نمونه اسخراج شده×{(جذب در ۶۶۳ نانومتر)۸/۰۲+ (جذب در ۶۴۵ نانومتر)۲۰/۲}= میلی گرم کلروفیل aو bدر هر گرم وزن تر

در پایان به منظور انجام محاسبات آماری از نرم‌افزار آماری SAS استفاده شد. مقایسه میانگینها نیز با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ صورت گرفت.

نتایج وبحث

به منظور درک بهتر روابط صفات فیزیولوژیک مورد بررسی در این تحقیق با حساسیت و یا مقاومت نسبی به خشکی، نتایج مربوط به اثر تنش خشکی بر عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه تهیه و در جدول ۱ ارائه شده است. ارقام M-75-7 و چمران تحت تنش خشکی کاهش کمتری را در عملکرد نشان دادند. رقم الوند از این لحاظ در حد متوسط قرار داشت، اما کاهش عملکرد بیولوژیک تحت تنش خشکی در رقم تجن در مقایسه با شرایط شاهد در حدود ۳۶ درصد بود، بنابراین این رقم بعنوان یک رقم حساس به خشکی در نظر گرفته شد.

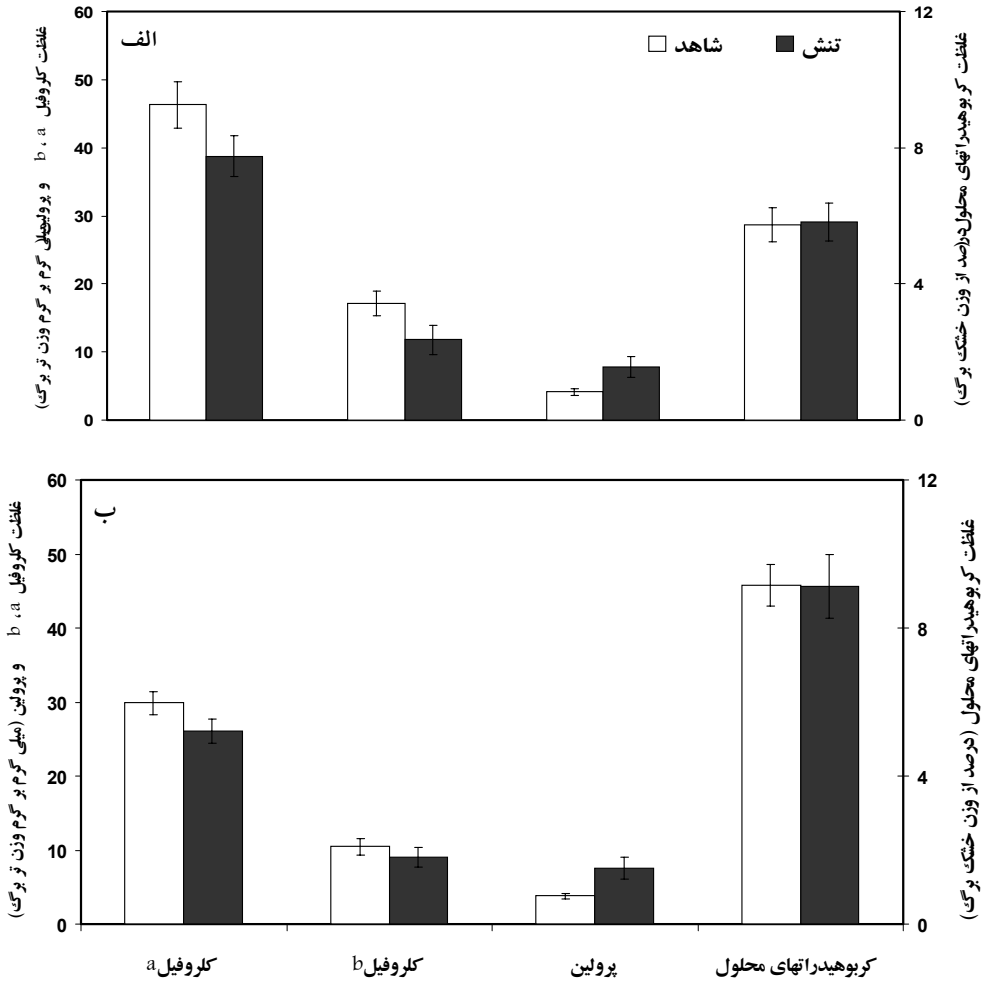
تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار (P<۰/۰۵) کلروفیل aدر هر دو مرحله نمونه‌برداری شد اما تاثیر آن بر کلروفیل b فقط در مرحله اول تنش معنی‌دار بود(شکل۱). بنظر می رسد که کاهش غلظت کلروفیل تحت تنش بواسطه اثر کلروفیلاز، پراکسیداز وترکیبات فنلی ودر نتیجه تجزیه کلروفیل باشد (۳). با گذشت چهار هفته از مرحله اول نمونه‌برداری، کاهش چشمگیری در مقدار کلروفیل در هر دو شرایط شاهد و تنش مشاهده شد که دلالت بر شروع فرایندهای پیری دارد (شکل۱). بعلاوه در نمونه‌برداری دوم تفاوت تیمار تنش با شاهد بدلیل این رخداد نموی بمراتب کمتر از مرحله اول بود. در شکل ۲ تفاوت ارقام در واکنش به تنش خشکی از نظر کلروفیل a و b در هر دو دوره تنش مشاهده می‌شود. تنش مرحله اول غلظت کلروفیلa وb را در رقم حساس تجن بطور معنی‌داری کاهش نداد در حالیکه کاهش غلظت این دو کلروفیل تحت تاثیر تنش خشکی در سه رقم دیگر که مقاومت به خشکی بیشتری دارند معنی‌دار بود(شکل۲).

جدول ۱- مقایسه میانگین‌ها و تجزیه واریانس عملکرد بیولوژیک وعملکرد دانه چهار رقم گندم در شرایط شاهد و تنش خشکی. هر عدد میانگین ۳ تکرار است.

	عملکرد بیولوژیک (کیلوگرم بر هکتار)			عملکرد دانه (کیلوگرم بر هکتار)		
رقم	شاهد	تنش	درصد کاهش	شاهد	تنش	درصد کاهش
الوند	۹۸۹۰A	۸۱۶۰A	۱۷	۴۹۷۰A	۳۸۲۰AB	۲۳
چمران	۹۶۴۰A	۹۴۰۰A	۲	۴۲۰۰AB	۴۱۳۰A	۲
تجن	۶۹۳۰B	۴۴۴۰B	۳۶	۳۳۹۰B	۲۲۳۰B	۳۴
m-75-7	۸۳۳۰AB	۸۲۷۰A	۰/۷	۴۱۳۰AB	۳۸۰۰AB	۸
تنش رطوبتی	**			**		
رقم	**			**		
رقم × تنش	*			n.s		

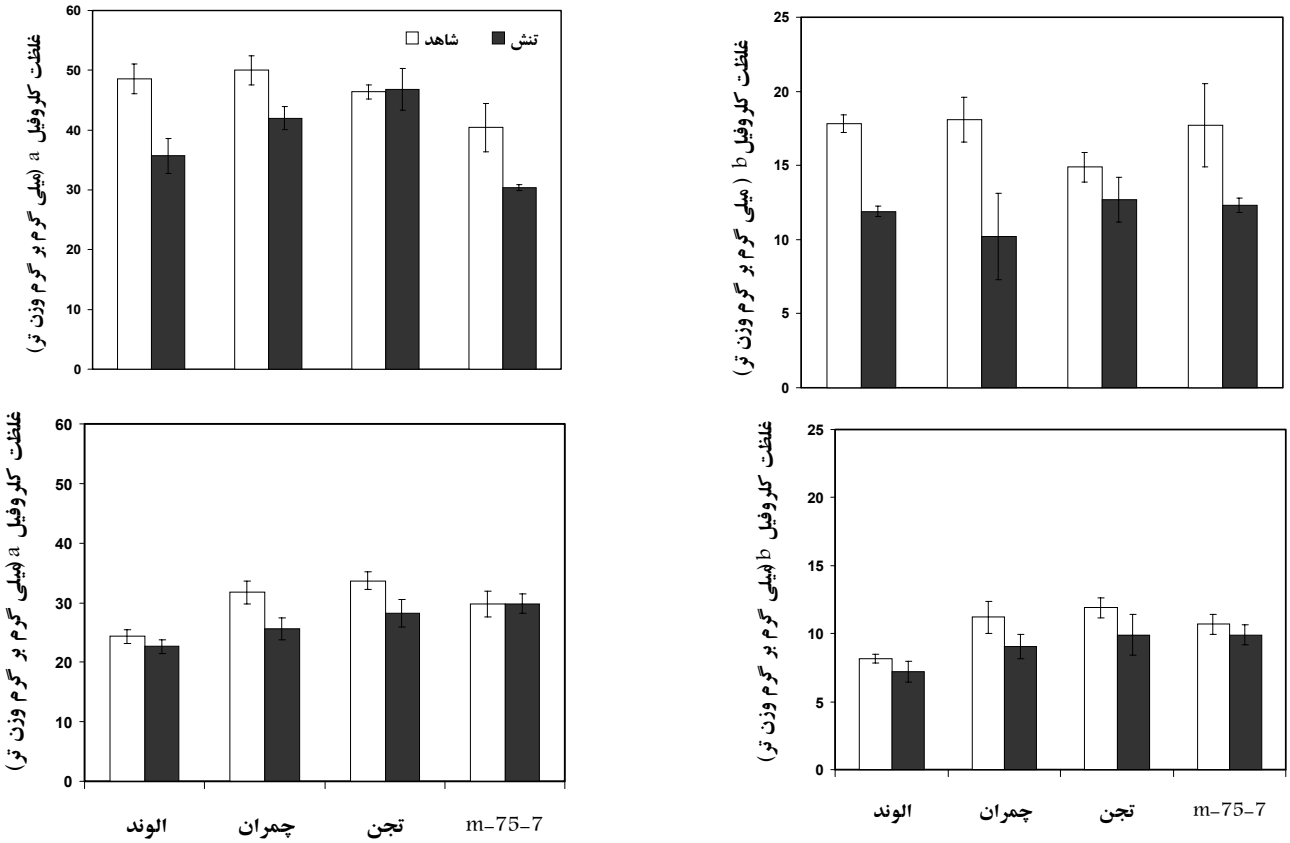
**، * و n.s بترتیب معنی دار در سطح ۱٪، ۵٪ و غیر معنی‌دار

مقایسه میانگینها بر اساس آزمون دانکن صورت گرفته و در هر ستون میانگینهای دارای حرف مشترک فاقد تفاوت معنی دار در سطح احتمال ۵٪ هستند.



شکل ۱- متوسط غلظت کلروفیل a ، b، پرولین و کربوهیدرات‌های محلول برگ پرچم در شرایط شاهد و تنش خشکی در مراحل خوشه رفتن(الف) و ۲۰ روز پس از گلدهی(ب). تنش خشکی از یک هفته پس از ساقه رفتن اعمال گردید. پتانسیل آبی خاک در شرایط تنش در زمان نمونه‌برداری برگ پرچم در مراحل خوشه‌رفتن و ۲۰ روز پس از گلدهی بترتیب ۲/۲۶- و ۵/۱۵- مگاپاسکال بود. مقدار هر ستون میانگین چهار رقم در سه تکرار است. میله‌های عمودی نشان دهنده انحراف معیار میانگین در چهار رقم گندم است.

کاستریلو (۱۹۸۹) اظهار داشته است که در رقم گوجه فرنگی مقاوم به خشکی محتوای نسبی آب بالاتر بود اما مقدار کلروفیل آن تحت تنش کاهش یافت در حالیکه در رقم حساس تغییر معنی‌داری درغلظت کلروفیل مشاهده نشد. بجز در مورد کلروفیل a در رقم تجن(رقم حساس)، سایر ارقام در مرحله دوم کاهش کمتری در محتوای کلروفیل خود در مقایسه با مرحله اول تحت تنش خشکی نشان دادند. مقایسه میانگین مجموع کلروفیل a و b در شرایط تنش مرحله اول با شرایط شاهد مرحله دوم نمونه‌برداری نشان‌داد که مقدار کلروفیل تیمار شاهد مرحله دوم کمتر از تنش مرحله اول است، بنابراین در شرایط شاهد پیری تاثیر بیشتری بر کاهش کلروفیل در مقایسه با تنش خشکی چهار هفته قبل از آن داشته (جدول۲) و لذا فرایند پیری تاثیر خشکی را تحت‌الشعاع خود قرار داده است. بهرحال نباید این مشاهده عمومی را که تنش خشکی باعث تحریک پیری (زرد شدن برگها) و در نتیجه کاهش کلروفیل می‌شود نادیده‌گرفت. واکنش گیاهان از نظر کل کلروفیل برگها به تنش خشکی با واکنش برگ پرچم که معمولا دیرتر از سایر برگها وارد فرایند پیری می‌شود، ممکن‌است بسیار متفاوت باشد و لذا دوام سطح سبز کل برگها ممکن است مشخصه بهتری در مقایسه با غلظت کلروفیل یک برگ بخصوص (برگ پرچم) از نقطه نظر تاثیر خشکی بر قدرت منبع باشد. رابطه مشخصی بین میزان کاهش کلروفیل برگ پرچم در ارقام مختلف در اثر تنش و



شکل ۲- غلظت کلروفیلa (سمت چپ) و b (سمت راست) در مراحل خوشه‌رفتن (شکل بالا) و ۲۰ روز پس از گلدهی (شکل پایین) تحت شرایط شاهد و تنش خشکی در چهار رقم گندم. میله‌های عمودی نشان‌دهنده انحراف معیار میانگین در هر رقم و در سه تکرار می‌باشد. برای توضیحات بیشتر به شکل ۱ مراجعه کنید.

جدول ۲- نتایج مقایسه میانگین و تجزیه واریانس نسبت کلروفیل a به b ومجموع آنها درچهار رقم گندم در شرایط شاهد و تنش خشکی در مراحل خوشه‌رفتن (مرحله اول) و ۲۰ روز پس از گلدهی (مرحله دوم). هر عدد میانگین ۳ تکرار است.

	نسبت کلروفیل a به b				مجموع کلروفیل a و b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)			
	مرحله اول		مرحله دوم		مرحله اول		مرحله دوم	
رقم	شاهد	تنش	شاهد	تنش	شاهد	تنش	شاهد	تنش
الوند	۲/۷۲B	۳/۰۱B	۲/۹۷A	۳/۱۹A	۶۶/۳A	۴۷/۷BC	۳۲/۵BC	۲۹/۸C
چمران	۲/۷۷B	۵/۸۵A	۲/۸۲A	۲/۸۲A	۶۸/۱A	۵۲/۲B	۴۲/۹AB	۳۴/۶BC
تجن	۳/۱۴AB	۳/۸۴AB	۲/۸۵A	۲/۸۵A	۶۱/۳AB	۴۹/۵B	۴۵/۶A	۳۸/۲AB
M-75-7	۲/۳۲B	۲/۴۸B	۲/۷۹A	۲/۸۲A	۵۸/۱AB	۴۲/۷C	۴۰/۵AB	۳۷/۸AB
میانگین	۲/۷۴	۳/۷۹	۲/۸۶	۲/۹۴	۶۳/۴	۴۸	۴۰/۴	۳۵/۱
تنش رطوبتی	*		n.s		**		*	
رقم	*		n.s		*		*	
رقم × تنش	n.s		n.s		n.s		n.s	

**، * و n.s بترتیب معنی دار در سطح ۱٪، ۵٪ و غیر معنی‌دار

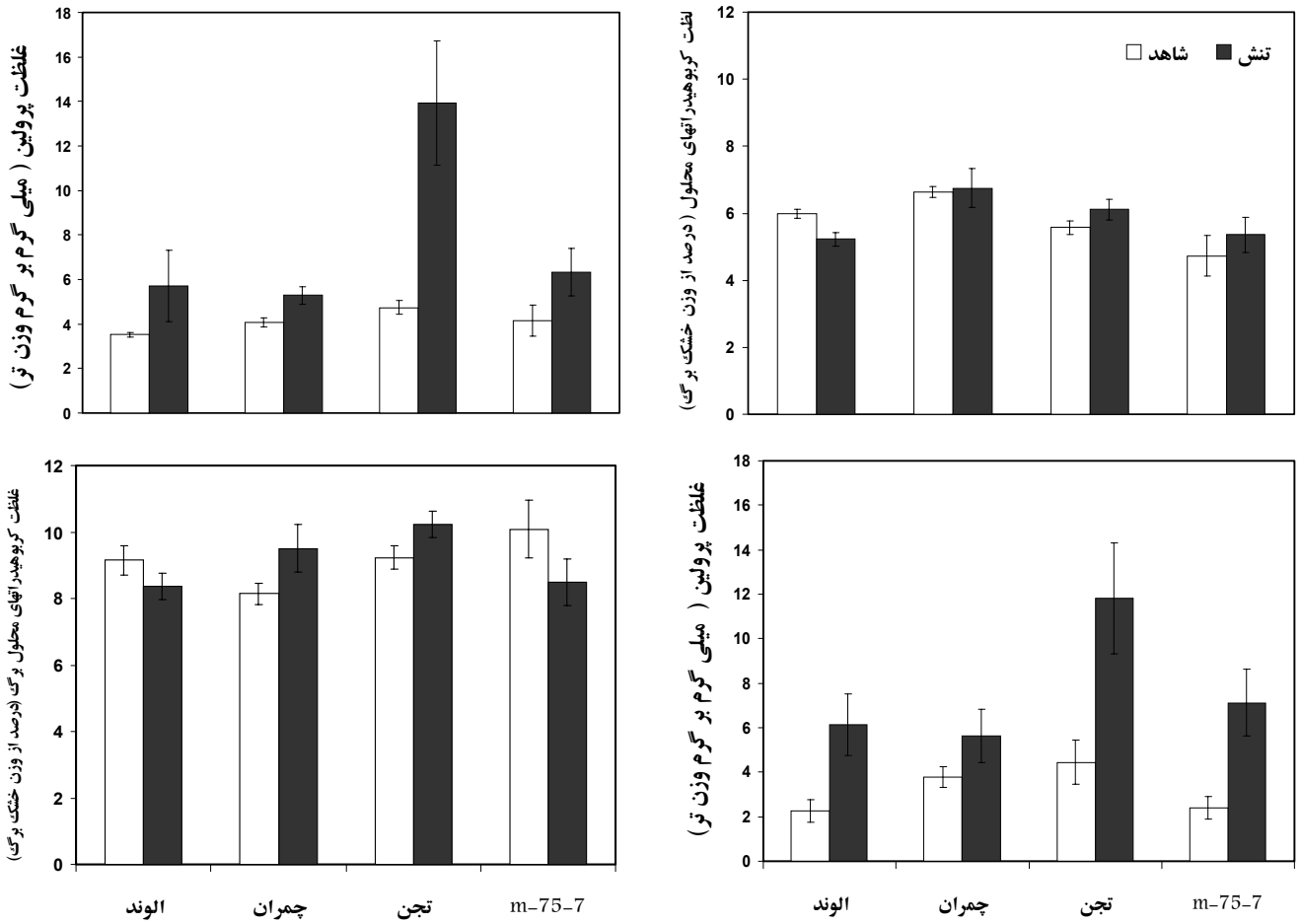
مقایسه میانگین براساس آزمون دانکن صورت گرفته و در هر ستون میانگینهای دارای حرف مشترک فاقد تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال۵٪ هستند.

مقاومت به خشکی آنها از لحاظ عملکرد دانه در این بررسی مشاهده نشد. ولی در کل ۲۴/۴ درصد کاهش کلروفیل در مرحله اول و ۱۲/۵ درصد کاهش کلروفیل در مرحله دوم با ۱۳ درصد کاهش عملکرد بیولوژیک تا حدودی هماهنگی دارد. تاثیر معنی‌دار تنش بر غلظت کلروفیل در مراحل ابتدایی رشد گیاه به معنی کاهش پتانسیل تولید و کاهش ظرفیت ذخیره سازی می‌باشد که در مورد گیاهی مانند گندم این ذخیره‌سازی نقش مهمی در خنثی نمودن اثرات خشکی بر پر شدن دانه دارد (۶). عدم رابطه بین مقاومت به خشکی در گندم و تغییرات غلظت کلروفیل تحت تنش خشکی در سایر تحقیقات نیز گزارش شده است (۱۳).

در شرایط تنش خشکی نسبت کلروفیل $\frac{a}{b}$ بویژه درتنش مرحله اول افزایش یافت بعبارت دیگر تنش خشکی غلظت کلروفیل b را بیشتر از کلروفیل a کاهش داد، اما با پیر شدن تدریجی برگ غلظت کلروفیل a و b تحت تنش خشکی به یک نسبت کاهش یافت (جدول۲). در اینجا نیز رابطه مشخصی بین افزایش نسبت کلروفیل $\frac{a}{b}$ و مقاومت به خشکی دیده نشد. در تنش مرحله اول رقم چمران که به خشکی مقاوم است بیشترین افزایش در نسبت کلروفیل $\frac{a}{b}$ را نشان‌داد، در حالیکه این نسبت در همین رقم تحت تاثیر تنش مرحله دوم قرار نگرفت (جدول ۲). اشرف و همکاران نیز گزارش کرده‌اند که تنش خشکی غلظت کلروفیل b را بیشتر از کلروفیل a کاهش می‌دهد که باعث افزایش نسبت کلروفیل $\frac{a}{b}$ می‌شود (۳). بهر حال آنها گزارش کردند که تحت تنش خشکی این نسبت در ارقام حساس بیشتر بود، چنین رابطه‌ای در تحقیق حاضر مشاهده نشد. استیل و همکاران بیان داشته‌اند که این تفاوت بواسطه تغییر درسیستم‌های فتوسنتزی در جهت نسبت کمتر $\frac{PS2}{PS1}$ تحت تنش خشکی است(۸).

تنش خشکی به طور متوسط در هر دو مرحله تنش تأثیری بر غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ نداشته‌است(شکل۱)، اما تفاوتهایی ($p < ۰/۰۵$)از لحاظ غلظت این ترکیبات بین ارقام دیده می‌شود (شکل۳). کارامانوس و همکاران نیز هیچگونه رابطه‌ای بین غلظت گلوکز وتنش خشکی در گندم در مرحله خوشه رفتن نیافتند (۱۲)، با این حال کاملی ولوسل مشاهده کردند که رقم مقاوم گندم دوروم غلظت قند بیشتری در مقایسه با رقم حساس دارد (۱۰). عدم تطابق نتایج تحقیق حاضر با نتایج برخی از آزمایشات در رابطه با افزایش قابل توجه غلظت کربوهیدرات‌های محلول تحت تنش خشکی (۱۶) ممکن‌است به روش انجام آزمایش مرتبط باشد. ناید وهمکاران بیان داشته‌اند که مطالعات آزمایشگاهی مربوط به رابطه بین محتوای مواد محلول و مقاومت به تنش اغلب بواسطه اعمال ناگهانی تنش پیچیده است (۱۸). در مرحله دوم تنش (شکل ۳) که همزمان با دوره پر شدن دانه است غلظت کربوهیدرات‌های محلول درهر دو شرایط شاهد و تنش نسبت به مرحله قبل افزایش یافت. نتایج این تحقیق با نتایج محققین دیگر هماهنگ است که اظهار داشته‌اند غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ در ۱۴ تا ۲۱ روز بعد ازگلدهی باتوجه به رقم ازحدود ۱/۱ تا ۱۰/۴ درصد متغیراست و تنش خشکی نیز بسته به رقم ممکن است غلظت این ترکیبات را در برگ افزایش و یا کاهش دهد (۹). مواد فتوسنتزی پس از تولید در برگ به طرف مقصدهای مواد فتوسنتزی(دانه) انتقال می‌یابند، بنابراین تجمع کربوهیدرات‌های محلول در برگ در مرحله دوم معرف عدم انتقال آنها به این مقصدها بواسطه پایین بودن ظرفیت مقصد (دانه) و عدم نیاز دانه به کربوهیدرات‌های محلول یا بالا بودن قدرت برگ درتولید این ترکیبات و یا نیاز به کربوهیدرات‌های محلول درتنظیم اسمزی برگ است. بیشترین غلظت کربوهیدرات‌های محلول تحت تنش در دومین نمونه‌برداری در رقم تجن دیده می‌شود که یک رقم حساس به خشکی‌است. این امر ممکن است تا حدی در جهت تنظیم اسمزی و یا بواسطه نیاز کمتر به این ترکیبات بواسطه ظرفیت کمتر تشکیل دانه تحت تنش خشکی باشد. در کل بدلیل عدم تفاوت بین کربوهیدرات‌های محلول درشرایط شاهد وتنش نقش این ترکیبات در تنظیم اسمزی بجز در مورد رقم تجن که بیشترین غلظت کربوهیدرات‌های محلول را تحت تنش داراست و تا حدودی چمران غیر محتمل به نظر می رسد.

همبستگی بین غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ و مجموع غلظت کلروفیل a و b در شرایط شاهد و تنش در مرحله اول تنش خشکی در سطح یک درصد معنی‌دار بود به‌ترتیب ۰/۹۶ و ۰/۸۲ بود. بنابراین بنظر می‌رسد که تجمع



شکل ۳- غلظت کربوهیدرات‌های محلول (سمت چپ) و پرولین (سمت راست) در مراحل خوشه‌رفتن (شکل بالا) و ۲۰ روز پس از گلدهی (شکل پایین) تحت شرایط شاهد و تنش خشکی در چهار رقم گندم. میله‌های عمودی نشان‌دهنده انحراف معیار میانگین در هر رقم و در سه تکرار می‌باشد. برای توضیحات بیشتر به شکل ۱ مراجعه کنید.

کربوهیدرات‌های محلول برگ بواسطه غلظت بیشتر کلروفیل a و b وتوان فتوسنتزی بیشتر برگ می‌باشد. اما عکس این رابطه علیتی نیز ممکن است صادق باشد. بعبارت دیگر همبستگی مثبت بین غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ وکلروفیل ممکن است بواسطه نقش کربوهیدرات‌های محلول در حفظ کلروفیل باشد. مارتین وهمکاران گزارش کرده‌اند که ترکیباتی همانند کربوهیدرات‌های محلول درتنظیم اسمزی ومکانیسم‌های حفاظتی نقش‌دارند(۱۷).

تنش خشکی غلظت پرولین برگ را در هر دو سطح تنش به طور معنی‌داری($p < ۰/۰۱$) افزایش داده‌است(شکل ۱). کمترین غلظت پرولین درهر دو مرحله اندازه‌گیری در شرایط شاهد مربوط به رقم الوند وبیشترین آن در شرایط تنش مربوط به رقم تجن بود. رقم حساس تجن در هر دو مرحله مورد بررسی بیشترین افزایش را در غلظت پرولین تحت تنش خشکی نشان داد در حالیکه رقم مقاوم چمران کمترین افزایش را در غلظت این اسید آمینه دارابود(شکل۳). افزایش غلظت پرولین تحت تنش ممکن است نشان‌دهنده نقش احتمالی این اسید آمینه درتنظیم اسمزی باشد. مارتین وهمکاران (۱۹۹۳) اظهار داشته‌اند که رقم گندم مقاوم به خشکی علی‌الرغم عدم تنظیم اسمزی متابولیسم خود راتحت تنش حفظ کرد که نشان‌دهنده تحمل واقعی به تنش است. تنظیم اسمزی نوعی مکانیسم اجتناب از تنش می‌باشد، لویت معتقد است که اجتناب از تنش مکانیسم واقعی مقاومت به تنش نیست(۱۴). دراینجا نیزرقم تجن باوجود افزایش مقدار پرولین ودرنتیجه تنظیم اسمزی نمود مناسبی از لحاظ عملکرد تحت تنش نشان نداد وبعنوان یک رقم حساس شناخته‌شد، این رقم از طریق تجمع کربوهیدرات‌های

محلول نیز تا حدی تنظیم اسمزی را انجام داده است، اما ارقام چمران ، m-75-7 وتاحدودی الوند که بعنوان ارقام مقاوم تر شناخته می‌شوند تجمع معنی دار پرولین رانشان ندادند، لذا نمود بهتر آنها در شرایط خشکی ممکن‌است بدلیل سایر مکانیسم‌های مقاومت به تنش باشد. بنابراین ممکن‌است بتوان گفت که تنظیم اسمزی علی‌رغم توانایی در کمک به جذب آب نقش چندانی در مقاومت به تنش ندارد و نمی‌تواند معیاری مناسب برای سلکسیون در جهت مقاومت به خشکی باشد. حتی می‌توان گفت این مکانیسم مختص ارقام حساس است. برای اثبات این نکته نیاز به مطالعه طیف وسیعی از ارقام گندم تحت تنش خشکی می‌باشد. کاو (۱۹۸۱) گزارش کرد که دربرگهای بالغ تجزیه پروتئینها باعث کاهش غلظت آنها ودرنتیجه افزایش اسیدهای آمینه آزاد ازجمله پرولین می‌شود. ازطرف دیگر تنش خشکی غلظت پروتئین را در رقم مقاوم گندم کمتر کاهش داده است (۱۳).

در این آزمایش نیز افزایش غلظت پرولین دررقم حساس تجن تحت تنش خشکی را می توان به تجزیه بیشتر پروتئینها نسبت داد وحساسیت این رقم را به خشکی تفسیر کرد. بهرحال با توجه به نتایج این آزمایش می‌توان گفت که نسبت کلروفیل aبه b بالاتر تحت تنش خشکی ملایم و غلظت پرولین کمتر ممکن‌است شاخص‌های مناسبی برای سلکسیون گندم نان در جهت مقاومت به خشکی باشند.

مراجع مورد استفاده REFERENCES

۱. احمدی، ع. و د. آ. بیگر، 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. سی وسه مرده، ع. ۱۳۷۷. اثر تنش شوری برتغییرات محتوای یونی اندامهای گیاه درمراحل مختلف رشد سه رقم گندم. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشکده کشاورزی 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. Bishop, D. L. & B. G. Bughee. 1998. Photosynthetic capacity and dry mass partitioning in dwarf and semi – dwarf wheats. J. Plant Physiology. 153: 558-565
6. Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserves mobilization. Euphytica, 100:77-83.
7. 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 Science. 64(6): 717 –724
8. Estill, K., R. H. Delany, W. K. Smith, & R. L. Ditterline. 1991. Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. Crop Science. 31: 1229 –1233
9. Hossain, A. B. S., R. G. Sears, T. S. Cox, & G. M. Paulses. 1990. Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. Crop Science . 30:622-627
10. Kameli, A. & D. M. Losel. 1993. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. New Phytol. 125: 609–614
11. Kao, C. H. 1981. Senescense of rice leaves. VI. Comparative study of the metabolic changes of senescing turgid and water–stressed excised leaves. Plant and Cell Physiology. 22: 683–685
12. Karamanos, A. J., J. B. Drossopoulos, & C. A. Niavis. 1983. Free proline accumulation during development of two wheat cultivars with water stress. J of Agricultural Science. 100: 429–439
13. Kulshreshtha, S., D. P. Mishra, & R. K Gupta. 1987. Changes in content of chlorophyll, proteins and lipids in whole chloroplast and chloroplast membrane fractions at different leaf water potentials in drought resistant and sensitive genotypes of wheat. Photosynthetica 21(1): 65–70
14. Levitt, J.1980. Responses of plant to environmental stresses. Vol.1, Academic press Inc.

15. Martin, M., F. Micell, J. A. Morgan, M. Scalet, & G. Zerbi. 1993. Synthesis of osmotically active substances in winter wheat leaves as related to drought resistance of different genotypes. J. of Agronomy and Crop Science. 171: 176–184
16. Morgan, J. M. 1992. Osmotic componets and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. Aust. J. Plant Physiology. 19: 67–76
17. Naidu, P. B., G. P. Jones, L. G. Paleg, & A. Poljakoff–Mayber. 1987. proline analogues in *melaleuca* species: responses of *Melaleuca lanceulata* and *M. uncinata* to water stress and salinity. Aust. J. of Plant Physiology. 14: 669–677
18. Naidu, P. B., L. G. Paleg, D. Aspinal, A. C. Jennings, & G. P. Jones. 1990. Rate of imposition of water stress alters the accumulation of nitrogen–containing solutes by wheat seedlings. Aust. J. of Plant Physiology.17: 653–664
19. Pessarkli, M. 1999. Hand book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker Inc.697 Pages.
20. Sabry. S. R. S., L. T. Smith, & G. M. Smith. 1995. Osmoregulation in spring wheat under drought and salinity stress. J. of Genetics and Breeding. 49(1): 55–60

Iranian, J. Agric. Sci. Vol. 35, No. 3, 2004

The Effects of Water Stress on Soluble Carbohydrates, Chlorophyll and Proline Contents of four Iranian Wheat Cultivars under Different Moisture Regimes

A. AHMADI[1] AND A. SIO-SE MARDEH[2]
1, Assistant Professor, Faculty of Agriculture University of Tehran
2, Academic Member, Faculty of Agriculture, University of Kurdestan
Accepted Mach. 3, 2004

SUMMARY

The study of physiological responses of different wheat varieties to water stress could be a useful tool to understanding of the mechanisms of drought resistance. In order to evaluate some physiological responses in four wheat cultivars commonly grown under contrasting climatic conditions of the country, a 3-replicate RCBD field experiment was carried out during 2000-2001 growing season at the experimental farm of the agricultural faculty, University of Tehran with two watering regimes. Samples of flag leaves were taken at ear emergence stage as well as 20 days after anthesis, immediately before rewatering of stressed plants. The soil water potential of stress treatments at the two sampling stages were –2.26 and –5.15 MPa, respectively. Water stress reduced final grain yield of Chamran, M-75-7, Alvand and Tajan by 2.8, 22 and 34% respectively. In contrast to other cultivars, chlorophyll a and b contents of Tajan cultivar, measured at first sampling stage, was not affected by water stress. Increase in chlorophyll a/b ratio under stress conditions was higher in Chamran as compared to other cultivars. A considrable reduction in total chlorophyll content in both moisture regimes was evident at second sampling stage, the highest reduction being observed in Chamran cultivar. In control and stress treatments, the concentration of soluble carbohydrates (SC) at 20 days after anthesis was higher than that measured at ear emergence stage. Increase in SC due to water stress was pronounced only in Chamran and Tajan, possibly implying the role of these compounds in osmotic adjustment or limited capacity of sink (developing grains) to metabolize photoassimilates. In contrast to other cultivars, SC concentration in Alvand decreased under stress condition at earing stage. This reduction was accompanied with the highest reduction in chlorophyl content in this cultivar. Water stress increased proline concentration at both sampling stages. The greatest increase in proline content, at both sampling stages, was observed in susceptible cultivar Tajan, whillst lowest increase was found in drought resistance cultivar Chamran, implying the possible role of proline in osmotic adjustment in susceptible cultivars. Thus, low proline concentration could be used as a selection criterion in screening for drought tolerance in wheat cultivars.

Key words: Wheat, Water stress, Soluble carbohydrates, Chlorophyll and proline