پاسخ شش رقم گندم به تنش رطوبتی انتهای دوره رشد

مهناز بهروزی[۱]، یحیی امام[۲*] و کبری مقصودی[۳]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۶/۱۵ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۹/۱۷)

چکیده

به‌منظور بررسی واکنش‌های بیوشیمیایی، مورفولوژیک و فیزیولوژیک شش رقم گندم، در شرایط تنش رطوبتی، پژوهشی در محیط کنترل شده در دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز در سال ۱۳۹۲ - ۱۳۹۱ به اجرا درآمد. تیمارهای رطوبتی در دو سطح (۵۰ و ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی) و ارقام گندم شامل هامون، پیشتاز، مرودشت، شیراز، چمران و سیروان بودند. نتایج نشان داد که تنش رطوبتی کاهش معنی‌دار سطح برگ پرچم (۷/۲۳٪)، تعداد دانه در سنبله (۱۷/۳۷٪)، وزن هزار دانه (۲۰/۸۸٪)، عملکرد دانه (۱۷/۷۳٪)، عملکرد بیولوژیک (۱۵٪) و شاخص برداشت (۱۰/۷۵٪) و نیز افزایش محتوای کلروفیل (۱۴/۴۸٪) را در گندم به همراه داشت. پاسخ ارقام مختلف به تنش رطوبتی متفاوت بود و در شرایط تنش کم‌آبی کمترین کاهش در عملکرد و اجزای عملکرد مربوط به ارقام سیروان و چمران و بیشترین کاهش در ارقام شیراز و مرودشت مشاهده شد. در مقابل، تنش رطوبتی سبب افزایش میزان فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز گردید. بین ارقام مختلف گندم نیز از این نظر تفاوت معنی‌داری وجود داشت. به‌طوری‌که افزایش میزان فعالیت این آنزیم‌ها در ارقام سیروان و چمران بیشتر از سایر ارقام بود. به‌نظر می‌رسد که ارقام سیروان و چمران از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی خود، به‌عنوان یک مکانیسم دفاعی، از تنش رطوبتی آسیب کمتری دیده باشند و در این شرایط از عملکرد و اجزای عملکرد بالاتری نیز برخوردار بودند.

واژه‌های کلیدی: عملکرد دانه، پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز

۱ و ۲ و ۳. به‌ترتیب دانشجوی کارشناسی ارشد، استاد و دانشجوی دکتری، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز

*. مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: yaemam@shirazu.ac.ir

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) مهم‌ترین غله دنیا است و بیشترین سطح زیر کشت از زمین‌های کشاورزی دنیا را به خود اختصاص داده است. معروف است که گندم در هر روز در نقطه‌ای از کرهٔ زمین کاشت و در همان روز در نقطه‌ای دیگر برداشت می‌شود. این امر حاکی از توانایی سازش بسیار زیاد این گیاه با اقلیم‌های گوناگون است (۱۸). در ایران مانند بسیاری از کشورهای دیگر، نقش استراتژیک محصول گندم در نظام مصرفی کشور و رسالت سنگینی که در رسیدن به خودکفایی و پیشبرد اهداف توسعه ملی وجود دارد، بر اهمیت و لزوم برنامه‌ریزی و مدیریت بهینه منابع و عامل‌های تولید می‌افزاید. خشکی و تنش ناشی از آن مهم‌ترین و شایع‌ترین تنش‌های غیر زنده است که بسته به فصل و زمان وقوع آن، می‌تواند باعث کاهش شدید محصول گیاهان شود. در واقع تنش خشکی بیش از هر عامل محیطی دیگر باعث محدود شدن رشد گیاهان و کاهش عملکرد محصولات زراعی می‌شود (۳، ۲۵ و ۳۷). در مناطقی که دارای اقلیم مدیترانه‌ای هستند (از جمله بسیاری از مناطق ایران) تنش خشکی مهم‌ترین عامل محدود کننده عملکرد است (۴). بیشتر زمین‌های زراعی ایران در مناطق خشک و نیمه خشک واقع شده‌اند و به‌دلیل کمبود آب، تنش در گیاهان رخ می‌دهد و عملکرد گندم در این مناطق کاهش می‌یابد (۳۲).

مکانیسم واکنش گیاهان به تنش رطوبتی بسیار پیچیده و شامل تغییرات مولکولی و گسترش آن به کل فعالیت‌های متابولیسمی گیاه و اثرگذاری آن بر مورفولوژی و فنولوژی گیاهان می‌باشد (۹ و ۱۳). وقوع تنش خشکی در مرحله گرده‌افشانی باعث کاهش تعداد سنبلک بارور می‌شود (۱۹ و ۲۳). به‌طورکلی، تعداد سنبله در واحد سطح و تعداد دانه در سنبله اجزای عملکردی هستند که نسبت به تنش خشکی حساس هستند (۲۳ و ۴۴). وقتی گیاهان با تنش‌های غیر زنده متنوع روبه‌رو می‌شوند برخی از گونه اکسیژن فعال (ROS) مانند سوپراکسید (O_2)، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و رادیکال‌های هیدروکسیل (OH) تولید می‌شود (۴۱). تنش خشکی باعث برهم خوردن تعادل بین تولید گونه‌های فعال اکسیژن و از بین بردن آنها می‌گردد. هم‌چنین کمبود آب در گیاه باعث بسته شدن روزنه، کاهش غلظت CO_2 در سلول‌های مزوفیل برگ و در نتیجه تجمع NADPH در کلروپلاست می‌گردد. در چنین شرایطی مقدار $NADP^+$ برای انجام واکنش‌های نوری فتوسنتز کاهش می‌یابد و به‌دنبال آن O_2 به‌عنوان پذیرنده الکترون عمل کرده و منجر به تولید رادیکال سوپراکسید و سایر گونه‌های فعال اکسیژن می‌گردد (۴۱ و ۵۳). گیاهان از سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی آنزیمی یا غیرآنزیمی برای مقاومت در برابر تنش اکسیداتیو استفاده می‌نمایند (۴۰). آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان هم‌چون سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، گلوتامین ردوکتاز، کاتالاز، پراکسیداز نقش کلیدی مهم در گونه‌های فعال شده بازی می‌کند. تلفیقی از فعالیت این آنزیم‌ها فاکتور مهمی در تحمل به تنش‌های محیطی در گیاهان مختلف است (۲۶). این آزمایش با هدف بررسی عملکرد و اجزای عملکرد و واکنش بیوشیمیایی ارقام گندم به تنش خشکی انتهای فصل رشد، به اجرا در آمد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز، در سال ۱۳۹۲-۱۳۹۱ به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با پنج تکرار انجام شد. تیمارهای آزمایشی شامل تنش رطوبتی در دو سطح (۵۰ و ۱۰۰٪ ظرفیت زراعی) و شش رقم گندم شامل هامون، پیشتاز، مرودشت، شیراز، چمران و سیروان بودند. کشت درگلدان‌های ۵ کیلویی انجام شد و در هر گلدان مخلوط خاک و خاک‌برگ به نسبت ۱:۴ اضافه و ۱۰ بذر گندم کاشت شد. در زمان کاشت، معادل ۱۵۰ کیلوگرم کود اوره در هکتار، به هر گلدان کود نیتروژن اضافه گردید. بیست روز پس از استقرار گیاهچه‌ها، عمل تنک کردن انجام و چهار گیاهچه در هر گلدان حفظ شد. برای سهولت زهکشی گلدان‌ها، تَه هر گلدان سوراخ شده و مقداری سنگریزه در آن قرار داده شد. میزان آبیاری براساس روش سلول فشاری و تعیین درصد

جدول ۱. میانگین اثرات تنش کم‌آبی و رقم گندم بر سطح برگ پرچم و شاخص کلروفیل

تیمار		سطح برگ پرچم (cm^2)	میزان کلروفیل (SPAD)
تنش خشکی	٪۱۰۰	۲۸/۲۶[a]	۳۷/۹۱[b]
	٪۵۰	۱۷/۷۲[b]	۴۳/۴۰[a]
ارقام	سیروان	۲۶/۶۸[a]	۴۱/۸۳[ab]
	هامون	۲۳/۶۵[c]	۳۴/۱۰[c]
	شیراز	۲۲/۵۳[e]	۴۱/۵۶[ab]
	چمران	۲۵/۲۸[ab]	۴۱/۲۳[ab]
	پیشتاز	۲۲/۷۸[c]	۴۵/۷۶[a]
	مرودشت	۲۴/۰۱[d]	۳۹/۴۴[b]

در هر ستون و برای هر تیمار میانگین‌های دارای حروف یکسان براساس آزمون دانکن در سطح ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.

رطوبت وزنی مشخص گردید. برای ایجاد درصدهای مختلف از ظرفیت زراعی مزرعه (FC) و اعمال تنش خشکی از توزین مداوم گلدان‌ها و محاسبه مقدار آب مورد نیاز تا سطح تیمار مربوطه استفاده شد. آبیاری گلدان‌ها تا مرحله گرده‌افشانی در حد FC انجام شد. بر این اساس تقریباً هر ۷ روز یک‌بار آبیاری صورت گرفت. بعد از این مرحله تا رسیدن فیزیولوژیک، گلدان‌های مربوط به تنش خشکی تا ۵۰٪ حد ظرفیت مزرعه آبیاری شدند. درحالی‌که رطوبت گلدان‌های بدون تنش تا انتهای دوره رشد در حد ظرفیت زراعی نگه‌داری شد. به بیان دیگر، در تیمار عدم تنش خشکی (۱۰۰٪ ظرفیت زراعی) میزان رطوبت خاک در سطح ۱۰۰ درصد آب سهل الوصول حفظ و نگهداری شد و در تیمار تنش خشکی ۵۰٪ ظرفیت زراعی، رطوبت خاک گلدان‌های تیمار مربوطه تا حد ۵۰٪ آب سهل‌الوصول تنظیم و نگه داشته شد.

نمونه‌برداری از برگ‌های گندم به‌منظور اندازه‌گیری ویژگی‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی، دو هفته پس از اعمال تنش خشکی صورت گرفت. برای اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز به‌ترتیب از روش چانس و ماهلی (۱۲)، دهیندزا و همکاران (۱۵) و دی‌پینتو و همکاران (۱۴) استفاده شد. به‌علاوه، سطح برگ پرچم با استفاده از دستگاه Leaf Area Meter و محتوای کلروفیل نیز با استفاده از دستگاه کلروفیل‌سنج قابل حمل (SPAD Unit Model, CCM 200)، دو هفته پس از اعمال تنش خشکی اندازه‌گیری شدند. در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک سه بوته از هر گلدان برداشت و ویژگی‌های تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، شاخص برداشت، عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک اندازه‌گیری شدند. تجزیه واریانس داده‌ها توسط نرم‌افزار SAS و مقایسه میانگین‌ها براساس آزمون دانکن و در سطح احتمال پنج درصد انجام شد.

نتایج و بحث

ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیک

نتایج این پژوهش نشان داد که تنش رطوبتی موجب کاهش سطح برگ پرچم در مقایسه با تیمار شاهد شد (جدول ۱). ارقام مورد بررسی از این نظر دارای تفاوت آماری معنی‌دار بودند. به‌طوری‌که در بین ارقام، بیشترین مقدار سطح برگ پرچم مربوط به رقم‌های سیروان و چمران و نیز کمترین مقدار مربوط به رقم شیراز بود (جدول ۱).

عوامل محیطی، از جمله خشکی، پیری برگ‌های گندم را تسریع کرده و سبب کاهش سطح برگ می‌شوند (۱۶). کاهش رشد برگ از اولین علایم تنش خشکی است. کمبود آب از یک‌سو با تأثیر بر مقدار سطح برگ، سطوح فعال فتوسنتزی را

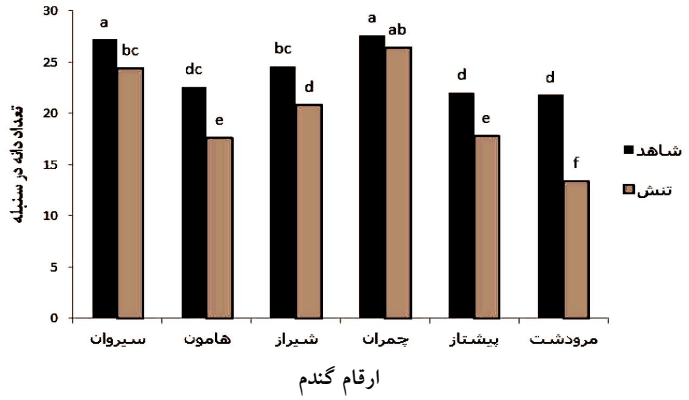
کاهش داده و از سوی دیگر با افت محتوای رطوبت نسبی و پتانسیل آب برگ، زمینه کاهش فتوسنتز در واحد سطح برگ را فراهم آورده است. تنش خشکی پیش از گل‌دهی از طریق کاهش سطح گسترش برگ‌ها و تغییر در شکل برگ، سطح برگ را کاهش می‌دهد که به دریافت نور کمتر منجر می‌شود، درحالی‌که تنش خشکی بعد از گل‌دهی از طریق تسریع پیری برگ سبب کاهش سطح برگ می‌شود (۸). با افزایش تخلیه رطوبت از حالت ظرفیت گلدانی، سطح برگ کاهش یافته و سرعت پیری افزایش پیدا می‌کند (۲۸). آبیاری به موقع برای به‌دست آوردن حداکثر سطح برگ، می‌تواند منجر به افزایش محصول گندم شود، بنابراین، می‌توان گفت سطح برگ پرچم از جمله ویژگی‌های مؤثر در مقاومت به خشکی است (۶).

در پژوهش حاضر، اعمال تنش کم‌آبی باعث افزایش معنی‌دار محتوای کلروفیل برگ پرچم (۱۴/۴۸٪) در مقایسه با شاهد شد. هم‌چنین، از نظر صفت مذکور، بین ارقام مورد مطالعه، تفاوت معنی‌داری وجود داشت. بیشترین و کمترین محتوای کلروفیل برگ پرچم به‌ترتیب مربوط به پیشتاز و هامون بود (جدول ۱). کلروفیل رنگدانه‌ای است که نقش اصلی را در دریافت انرژی خورشید و انجام فتوسنتز برعهده دارد (۱۸). در گندم اعداد کلروفیل‌سنج در زمان تنش خشکی نسبت به گیاه شاهد بیشتر بود (۳۵). علت افزایش محتوای کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی کوچک شدن سلول‌های برگ به‌علت کاهش سطح برگ و ضخیم شدن آنها گزارش شده است. تغییرات میزان کلروفیل اندازه‌گیری شده با شدت تنش خشکی با یافته‌های مجیدیان و همکاران (۳۰) مطابقت دارد. محتوای کلروفیل گیاهان ذرت و گندم در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط مطلوب زیادتر بود (۱۰). این پژوهشگر چنین استدلال کرده که دلیل این افزایش تأثیر منفی شدیدتر تنش خشکی بر تولید ماده خشک در مقایسه با جذب نیتروژن از خاک بوده است که در پژوهش حاضر نیز تأثیر منفی تنش رطوبتی بر عملکرد بیولوژیک بارز بود، هرچند جذب نیتروژن اندازه‌گیری نشده است. بنابراین به‌نظر می‌رسد در برگ‌های تحت تنش، غلظت نیتروژن بیشتر بوده که منجر به ازدیاد کلروفیل در برگ‌های بوته‌های تحت تنش گردیده است.

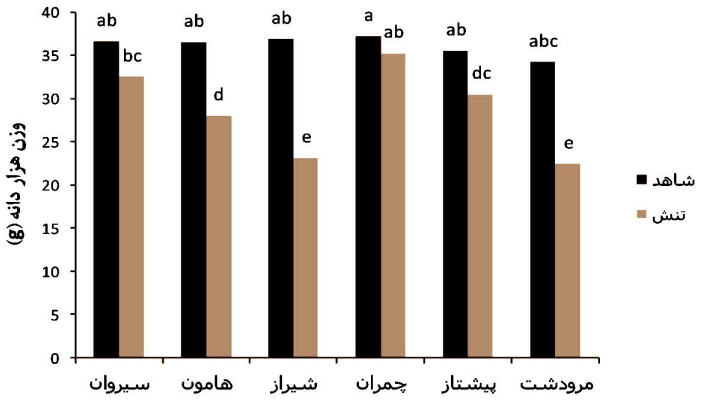
نتایج این پژوهش نشان داد که تنش رطوبتی، تعداد دانه در سنبله را کاهش داد. به‌طوری‌که تعداد دانه در سنبله در اثر تنش رطوبتی، ۱۷/۳۷ درصد کاهش یافت. در بین ارقام مورد بررسی اختلاف آماری معنی‌داری مشاهده شد. در شرایط تنش خشکی، رقم مرودشت بیشترین حساسیت را به تنش نشان داد. درحالی‌که رقم چمران (البته بدون اختلاف آماری معنی‌دار با رقم سیروان) بیشترین تعداد دانه در سنبله و به‌عبارتی کمترین افت تعداد دانه در سنبله را به همراه داشت (شکل ۱). کاهش تعداد دانه در اثر تنش خشکی در پژوهش لوایگای و همکاران (۲۹) نیز گزارش شده است.

هرچند پتانسیل تعداد دانه در سنبله قبل از گل‌دهی مشخص می‌گردد، ولی شرایط محیطی پس از گل‌دهی بر دست‌یابی به حداکثر تعداد دانه در سنبله تأثیر می‌گذارد. مرحلهٔ گل‌شکفتگی از حساس‌ترین مراحل زندگی گندم به تنش خشکی است. در این زمان کمبود آب باعث عدم تلقیح و ناباروری گلچه‌ها در سنبله می‌گردد، هم‌چنین تعدادی از تخمک‌های تلقیح شده، در اثر تنش خشکی سقط می‌شوند و در نهایت تعداد دانه در سنبله کاهش می‌یابد (۴۲). اعمال تنش در مرحله گرده‌افشانی باعث عقیم شدن دانه‌های گرده و اختلال در فتوسنتز جاری و انتقال مواد ذخیره شده به دانه‌ها می‌گردد که می‌تواند دلیلی برای کاهش تعداد دانه در سنبله‌ها باشد (۲۴، ۳۶ و ۴۳).

در پژوهش حاضر، در سطح تنش رطوبتی ۵۰٪ احتمالاً پر نشدن تعدادی از دانه‌ها و یا کوچک ماندن آنها در اثر محدودیت مواد فتوسنتزی و در نتیجه ثبت نشدن آنها در شمارش دانه‌ها علت کاهش معنی‌دار تعداد دانه در سنبله همه ارقام بود. تأثیر کاهنده تنش خشکی بر تعداد دانه در سنبله را می‌توان نتیجه افزایش نسبت اندام‌های عقیم قبل از پر شدن دانه دانست. هم‌چنین می‌تواند ناشی از مرگ و میر گلچه‌ها و اختلال در گرده‌افشانی و پر شدن دانه در اثر تنش خشکی باشد (۲۳). تعداد دانه در سنبله یکی از مهم‌ترین اجزای عملکرد در



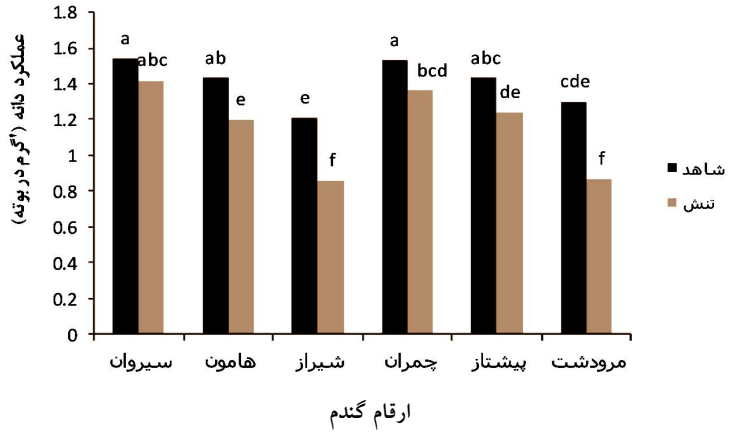
شکل ۱. اثر تنش کم‌آبی بر تعداد دانه در سنبله در ارقام مختلف گندم. میانگین‌های با حروف یکسان براساس آزمون دانکن ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.



شکل ۲. اثر تنش کم آبی بر وزن هزار دانه در ارقام مختلف گندم. میانگین‌های با حروف یکسان براساس آزمون دانکن ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.

گندم می‌باشد. ژنوتیپ‌هایی که برای این صفت پایداری نشان می‌دهند، اغلب تحت تنش خشکی، تحمل بهتری از خود نشان می‌دهند. اما در صورت گزینش برای آن، وزن دانه‌ها نیز می‌تواند مهم باشد (۳۳). به‌طورکلی تعداد سنبله در واحد سطح و تعداد دانه در سنبله اجزای عملکردی هستند که نسبت به تنش خشکی حساس هستند. کاهش تعداد سنبلک و تعداد دانه در سنبلک در اثر تنش خشکی موجب کاهش تعداد دانه در سنبله می‌شود که برخی از پژوهشگران معتقدند این موضوع به دلیل ناباروری دانه‌های گرده در اثر تنش خشکی می‌باشد (۲۳). علت ناباروری و مرگ دانه‌های گرده نیز به افزایش هورمون آبسیزیک اسید (ABA) نسبت داده شده است (۴۲).

در این پژوهش وزن هزار دانه تحت تأثیر معنی‌دار تنش رطوبتی قرار گرفت و به‌طور میانگین در اثر اعمال تنش، ۲۰/۸۸ درصد کاهش یافت. بیشترین وزن هزار دانه به مقدار ۳۷/۱۹ گرم از رقم چمران و در شرایط آبیاری معمولی به‌دست آمد که البته تفاوت آماری معنی‌داری با رقم سیروان نداشت. در شرایط تنش کم‌آبی، بیشترین وزن هزار دانه در رقم چمران به مقدار ۳۵/۲۴ گرم مشاهده شد. در بین ارقام مورد مطالعه، کمترین

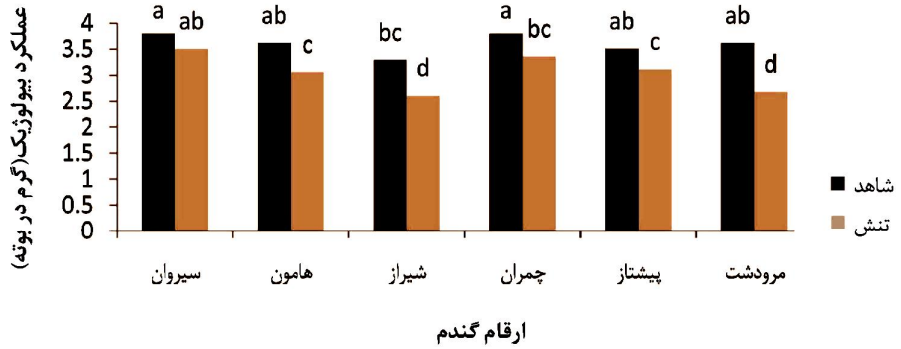


شکل ۳. اثر تنش کم‌آبی بر عملکرد دانه در ارقام مختلف گندم. میانگین‌های با حروف یکسان براساس آزمون دانکن ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.

درصد کاهش وزن هزار دانه در اثر تنش رطوبتی در رقم چمران (۵/۲۴ درصد) مشاهده شد و این در حالی است که رقم مرودشت و شیراز بدون تفاوت آماری معنی‌داری، در اثر تنش، از نظر این ویژگی بیشترین کاهش (۳۴/۳۹ درصد) را داشتند (شکل ۲). پژوهشگران زیادی کاهش میانگین وزن هر دانه در اثر تنش خشکی را گزارش کرده‌اند (۲۳). تنش خشکی بعد از گل‌دهی باعث کاهش تعداد سلول‌های آندوسپرم دانه در قاعده و رأس سنبله شده و در نهایت وزن دانه را کاهش می‌دهد (۱۱). تنش خشکی پس از گل‌دهی طول دوره پر شدن دانه را کوتاه‌تر کرده و موجب کاهش وزن دانه‌ها می‌گردد (۳۳). به‌علاوه، در مواجهه با تنش خشکی و برای جلوگیری از هدرروی بیش از حد آب، روزنه‌ها بسته می‌شوند که این مسئله باعث کاهش میزان فتوسنتز و کاهش مواد پرورده برای پر شدن دانه‌ها می‌شود که این امر نیز باعث کاهش میانگین وزن هر دانه می‌گردد (۱۷). تنش خشکی در مرحله پر شدن (گرده‌افشانی تا رسیدگی) توسط تسریع پیری برگ‌ها، کاهش سرعت پر شدن دانه و کاهش دوره رشد، باعث کاهش میانگین وزن دانه و در نهایت کاهش عملکرد می‌شود (۳۹). برخی از پژوهشگران دلیل اصلی کاهش عملکرد ارقام گندم را در درجه اول کاهش وزن هزار دانه و در درجه دوم کاهش تعداد دانه در واحد سطح بیان کردند (۲۳).

تنش رطوبتی و رقم و برهمکنش آنها به‌طور معنی‌داری بر عملکرد دانه در سطح یک درصد تأثیر گذاشت. به گونه‌ای که تیمار تنش رطوبتی در مقایسه با تیمار آبیاری مطلوب باعث کاهش عملکرد به‌میزان تقریبی ۱۷/۷۳ درصد گردید. اگرچه در تمام ارقام گندم، تنش کم‌آبی باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه گردید، اما بین ارقام تفاوت‌های آماری معنی‌داری مشاهده شد. به‌طوری‌که در بین ارقام، در شرایط تنش کم‌آبی، بیشترین مقدار عملکرد دانه مربوط به رقم سیروان و چمران و کمترین آن مربوط به رقم شیراز و مرودشت بود (شکل ۳). بالاتر بودن عملکرد دانه رقم سیروان و چمران در این شرایط بیانگر پتانسیل عملکرد دانه بالا و توان بیشتر این رقم‌ها در بهره‌برداری از شرایط محیطی به‌ویژه رطوبت خاک است و پایداری بیشتر عملکرد رقم سیروان احتمالاً به‌علت کاهش کمتر وزن هزار دانه آن در شرایط تنش رطوبتی بود. کاهش عملکرد دانه بر اثر تنش خشکی پس از گرده‌افشانی در گندم در مطالعات مختلفی گزارش شده است (۲۳ و ۳۳).

کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی می‌تواند به‌علت کاهش اندازه مبدأ (برگ‌ها و ساقه‌ها)، ظرفیت مقصد فیزیولوژیک (تعداد سلول‌های آندوسپرم و فعالیت آنزیمی دانه) و یا هر دو مورد باشد (۱۷). کمبود آب در مرحله گل‌دهی و گرده‌افشانی، باعث کاهش شدید عملکرد از طریق نمو غیرطبیعی کیسه جنینی، عقیمی دانه گرده و در نهایت کاهش

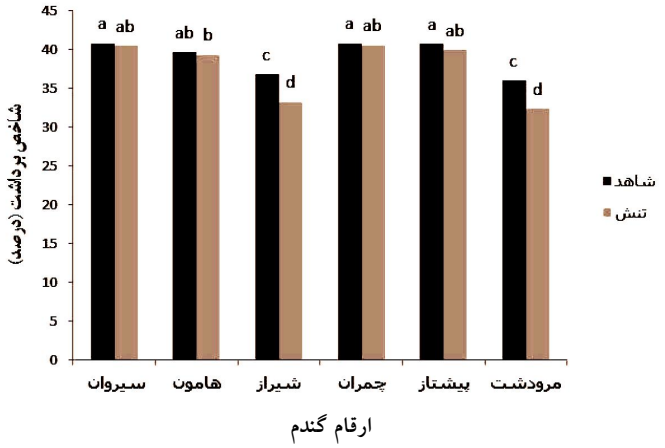


شکل ۴. اثر تنش کم‌آبی بر عملکرد بیولوژیک در ارقام مختلف گندم. میانگین‌های با حروف یکسان براساس آزمون دانکن ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.

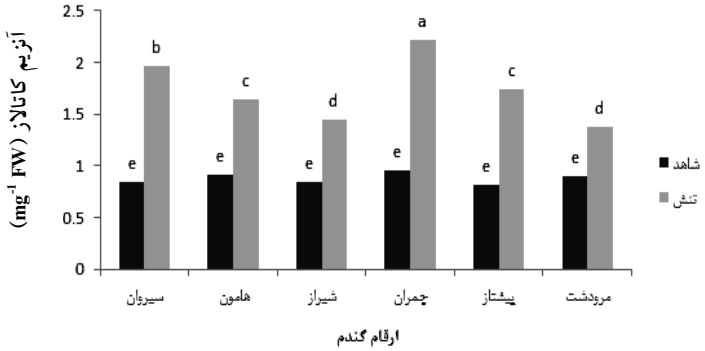
تعداد دانه‌های بارور می‌شود (۲۲). نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که اعمال تنش رطوبتی از ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی عملکرد دانه را از طریق کاهش ذخیره‌سازی مواد پرورده در دانه‌ها کاهش می‌دهد (۷). تنش رطوبتی در طول دوره پر شدن دانه ممکن است از طریق کاهش دوره پر شدن دانه و یا سرعت پر شدن دانه عملکرد را کاهش دهد (۱۱). در پژوهش حاضر، کاهش عملکرد دانه، به‌دنبال کاهش وزن هزار دانه و تعداد دانه در سنبله اتفاق افتاد که با نتایج (۱۹) مطابقت دارد. اکرم و همکاران (۲) با بررسی ژنوتیپ‌های گندم نان همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد دانه و تعداد سنبله در مترمربع، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه در سنبله مشاهده کردند.

براساس نتایج حاصل از پژوهش حاضر مشخص گردید که تنش رطوبتی باعث کاهش معنی‌دار (۱۵٪) عملکرد بیولوژیک گردید. رقم سیروان و به‌دنبال آن رقم چمران بیشترین عملکرد بیولوژیک را در شرایط مطلوب داشتند، در شرایط کم‌آبی، بیشترین و کمترین درصد کاهش عملکرد بیولوژیک نسبت به شرایط مطلوب عملکرد بیولوژیک به‌ترتیب مربوط به رقم مرودشت (۲۵/۹۶٪) و سیروان (۷/۳۸٪) بود (شکل ۴). عملکرد بیولوژیک شامل وزن خشک تمام بخش‌های هوایی گیاه است که تحت شرایط آب و هوایی، خاک و گیاه قرار می‌گیرد (۱۶) و مسلماً خشکی با اثرات متفاوتی که به‌طور مستقیم و غیر مستقیم دارد (مانند کاهش تورژسانس، بسته شدن روزنه‌ها و ...) سبب کاهش تولید ماده خشک می‌گردد (۲۳). تنش خشکی بسته به شدت تنش موجب کاهش اندازه شاخساره می‌شود، بنابراین، از آنجا که عملکرد بیولوژیک (بیوماس) به کل ماده خشک تولید شده شامل (دانه، ساقه، برگ) گفته می‌شود، کاهش عملکرد بیولوژیک تحت تأثیر تنش قابل توجیه است (۱۶). کاهش عملکرد بیولوژیک تحت شرایط تنش خشکی در دیگر پژوهش‌ها گزارش شده است (۲۳ و ۳۶).

نتایج این پژوهش نشان داد که اعمال تنش خشکی موجب کاهش شاخص برداشت گردید. بین ارقام از نظر این ویژگی تفاوت معنی‌داری وجود داشت. به‌نحوی‌که در شرایط مطلوب بیشترین شاخص برداشت مربوط به رقم‌های چمران و سیروان و کمترین مقدار مربوط به رقم‌های مرودشت و شیراز بود (شکل ۵). گزارش شده است که شاخص برداشت جو تحت تأثیر تنش خشکی کاهش معنی‌داری می‌یابد (۲۷). کاهش شاخص برداشت بر اثر تنش خشکی آخر فصل در طی پر شدن دانه در مطالعات دیگر نیز گزارش شده است (۴). کاهش شاخص برداشت در شرایط تنش خشکی بعد از گل‌دهی به کاهش دسترسی به مواد پرورده جاری طی دوره پر شدن دانه نسبت داده شده است (۱۸). برای دست‌یابی به عملکرد بالا بایستی بین میزان رشد قبل و بعد از گرده‌افشانی توازن وجود داشته باشد. رشد کمتر، قبل از گرده‌افشانی باعث کاهش عملکرد بیولوژیک شده ولی باعث به حداکثر رساندن شاخص برداشت خواهد شد، درحالی‌که رشد



شکل ۵. اثر تنش کم‌آبی بر شاخص برداشت در ارقام مختلف گندم در آزمایش گلخانه‌ای. میانگین‌های با حروف یکسان براساس آزمون دانکن ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.



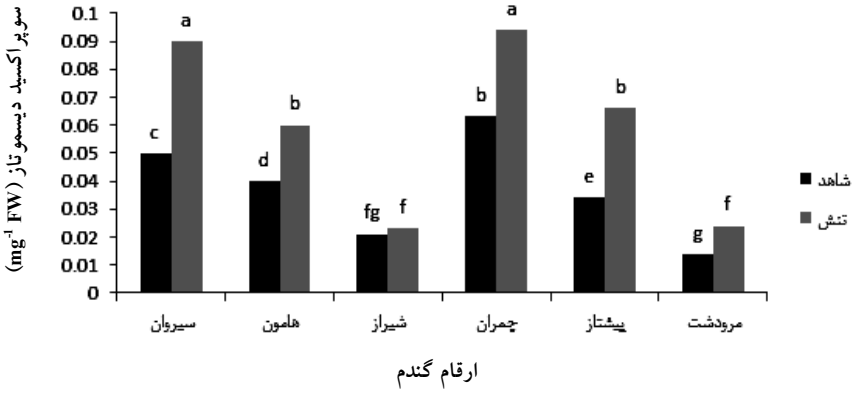
شکل ۶. اثر تنش کم‌آبی بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام مختلف گندم. میانگین‌های با حروف یکسان براساس آزمون دانکن ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.

بیشتر قبل از گرده‌افشانی، بیوماس را به حداکثر رسانده ولی باعث کاهش شاخص برداشت می‌شود (۳۸). در شرایط تنش خشکی، کاهش فعالیت‌های فتوسنتزی منجر به کاهش انتقال مواد ساخته شده به دانه‌ها می‌شود که این موضوع کاهش شاخص برداشت را به‌دنبال دارد (۲۲).

ویژگی‌های بیوشیمیایی

تنش کم‌آبی فعالیت آنزیم کاتالاز را به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر قرار داد به‌طوری‌که اعمال تنش باعث افزایش فعالیت این آنزیم در تمامی ارقام مورد بررسی گردید (شکل ۶). در شرایط تنش، ارقام چمران و سیروان بالاترین و شیراز و مرودشت کمترین میزان فعالیت آنزیم را به خود اختصاص دادند. به‌طوری‌که در این شرایط، افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در رقم چمران بسیار زیادتر از رقم مرودشت بود (شکل ۶). به‌نظر می‌رسد افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در رقم مقاوم به خشکی چمران و سیروان ، نمایانگر توانایی این دو رقم جهت تحمل شرایط تنش خشکی است.

گیاه به‌منظور تجزیه پراکسید هیدروژن و افزایش تحمل گیاه در مقابل رادیکال‌های فعال اکسیژن، بایستی غلظت این آنزیم را در شرایط تنش افزایش دهد. آنزیم کاتالاز به‌عنوان یک آنزیم محافظتی در سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانت باعث تجزیه پراکسید هیدروژن می‌شود. افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در شرایط تنش



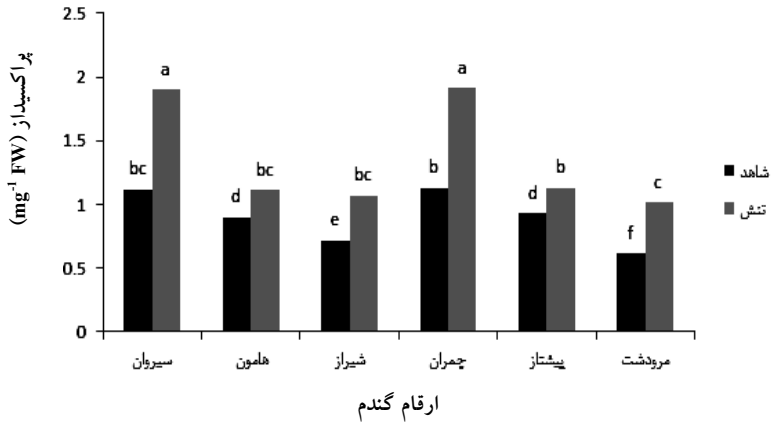
شکل ۷. اثر تنش کم‌آبی بر آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در ارقام مختلف گندم در شرایط گلخانه‌ای.
میانگین‌های با حروف یکسان براساس آزمون دانکن ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.

به‌عنوان مکانیسم سیستم دفاعی، شناخته شده است (۳۰). گزارش شده است که بیشترین خسارت در گیاهان که از طریق تنش‌های مختلف اعمال می‌شود، در ارتباط با خسارت اکسیداتیو در سطوح مختلف سلولی است (۵، ۳۵ و ۴۱). تحقیقات مختلف نشان داده است که ارتباط قوی بین تحمل به تنش‌های اکسیداتیو که به‌دلیل تنش‌های محیطی ایجاد می‌شود و افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاهان فتوسنتز کننده وجود دارد (۴۰).

در پژوهش حاضر، تنش کم‌آبی باعث افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتازدر تمام ارقام، به‌جزء رقم شیراز گردید. لازم به ذکر است این افزایش در رقم سیروان و چمران به‌طور معنی‌داری بیشتر از سایر ارقام بود (شکل ۷). اطلاعات و بررسی‌های مختلف نیز نشان می‌دهد که فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در سلول‌ها، در پاسخ به تنش‌های مختلف غیر زیستی مانند شوری و خشکی افزایش پیدا می‌کند (۵، ۳۴ و ۴۱).

در پژوهش انجام شده فعالیت آنزیم پراکسیداز در شرایط تنش خشکی، به‌میزان ۵۱/۱۱ درصد نسبت به شاهد (عدم تنش خشکی) افزایش یافت. افزایش پراکسیداز در شرایط تنش خشکی توسط بسیاری از محققان در ارقام مختلف گندم گزارش شده است و اهمیت آن تا حدی است که آن را نشانگر بیوشیمیایی مؤثری در شناسایی ارقام مقاوم به خشکی دانسته‌اند (۲۶). تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم پراکسیداز در همه ارقام شد که بیشترین درصد افزایش در ارقام چمران و سیروان مشاهده گردید (شکل ۸).آنزیم پراکسیداز دارای توالی نوکلئوتیدی و نقش فیزیولوژیکی متفاوت نسبت به سایر آنتی‌اکسیدان‌های شناخته شده می‌باشد. به‌دلیل توانایی این آنتی‌اکسیدان در اکسیداسیون گوایکول آن را گوایکول پراکسیداز نیز می‌نامند. این آنزیم با تجزیه ایندول تری استیک اسید، نقش مؤثری در مصرف پراکسید هیدروژن دارد و باعث مقاومت گیاهان در برابر بسیاری از تنش‌های محیطی می‌شود (۵).

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مهم‌ترین ترکیبات در سیستم‌های جاروب کردن، اکسیژن‌های رادیکال آزاد هستند و اولین راه دفاعی در برابر صدمات اکسیژن‌های رادیکال آزاد هستند (۴۱). در شرایط غیر تنش بین میزان تولید گونه‌های فعال اکسیژن و ظرفیت جاروب کردن این ترکیبات توسط سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی تعادل وجود دارد. اما در شرایط تنش میزان تولید گونه‌های فعال اکسیژن از ظرفیت جاروب کردن آنها توسط سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی بیشتر شده و در نتیجه تنش اکسیداتیو رخ می‌دهد. بنابراین، برای مقابله با تنش اکسیداتیو تغییر ظرفیت سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی ضروری می‌باشد (۱).



شکل ۸. اثر تنش کم‌آبی بر آنزیم پراکسیداز در ارقام مختلف گندم در شرایط گلخانه‌ای.
میانگین‌های با حروف یکسان براساس آزمون دانکن ۵٪ تفاوت معنی‌داری ندارند.

نتیجه‌گیری

براساس نتایج به‌دست آمده از پژوهش حاضر به‌نظر می‌رسد که ارقام سیروان و چمران از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی خود، به‌عنوان یک مکانیسم دفاعی، از تنش رطوبتی آسیب کمتری دیده‌اند و در این شرایط از عملکرد و اجزای عملکرد بالاتری نیز برخوردار بودند.

منابع مورد استفاده

1. Agarawal, S., R. K. Sairam, G. C. Srivasta and R. C. Meena. 2005. Changes in antioxidant enzymes activity and oxidative stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat genotypes. *Biologia Plantarum* 49: 541-550.
2. Akram, Z., S. U. Ajmal and M. Munir. 2008. Estimation of correlation coefficient among some yield parameters of wheat under rainfed conditions. *Pakistan Journal of Botany* 40: 1777-1781.
3. Altman, A. 2003. From plant tissue culture to biotechnology: scientific revolution, abiotic stress tolerance and forestry. *In Vitro Cellular and Developmental Biology - Plant* 39: 75-84.
4. Araus, J. L., G. A. Slafer, M. P. Reynolds and C. Royo. 2002. Plant breeding and water relations in C_3 cereals: what should we breed for. *Annals of Botany* 89: 925-940.
5. Bandeoglu, E., F. Egidogan, M. Yucel and H. Avni Oktem. 2004. Antioxidant responses of shoots and roots of lentil to NaCl - salinity stress. *Plant Growth Regulation* 42: 69-77.
6. Blum, A. and A. Ebercon. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Science* 21: 43-47.
7. Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica* 100: 77-83.
8. Blum, A., S. Ramaiah, E. T. Kanemasu, G. M. Paulsen, 1990. Wheat recovery from drought stress at the tillering stage of development. *Field Crops Research* 24: 67-85.
9. Boyer, J. S. 1996. Advanced in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy* 56: 187-218.
10. Bredemeier, C. 2005. Laser-induced chlorophyll fluorescence sensing as a tool for site-specific nitrogen fertilizer evaluation under controlled environmental and field conditions in wheat and maize. PhD. Thesis, Technical University of Munich, Germany.
11. Brooks, A., C. F. Jenner and D. Aspinall. 1982. Effect of water deficit on endosperm starch granules and on grain physiology of wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 4: 423-436.
12. Chance, B. and A. C. Maehly. 1995. Assay of catalase and peroxidase. PP. 764-765. *In:* S. P. Culowic and N. O. Kaplan (Eds). Methods in Enzymology. Vol. II. Academic Press, New York.
13. Condon, A. G., R. Richard, G. J. Rebetezke and G. D. Farquhar. 2004. Breeding for high use efficiency. *Journal of Experimental Botany* 55: 2247- 2459.
14. De Pinto, M. C., D. Francis and L. Gara. 1999. The redox state of ascorbate-dehydroascorbate pairs a specific

sensor of cell division in tobacco By-Z cells. *Protoplasma* 209: 90-97.
15. Dhindsa, R. S., P. Plumb-Dhindsa and T. A. Thorpe. 1981. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany* 32: 93-101.
16. Emam, Y. and M. J. Seghatoleslami. 2005. Crop Yield, Physiology and Processes. Shiraz University Press. Shiraz. Iran. (In Farsi).
17. Emam, Y., A. M. Ranjbari and M. J. Bahrani. 2007. Evaluation of yield and yield components in wheat genotypes under post-anthesis drought stress. *Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources* 11: 317-328. (In Farsi).
18. Emam, Y. and M. Niknejad. 2011. An Introduction to the Physiology of Crop Yield. Shiraz University Press. Shiraz. (In Farsi).
19. Erocli, L., L. Lulli, M. Mariotti, A. Masoni and I. Arduini. 2007. Post - anthesis dry matter and nitrogen dynamics in durum wheat. *Crop Science* 34: 1443-1451.
20. Giunta, F., R. Motzo and M, Didda. 1993. Effect of drought on yield and yield component of durum Wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Field Crops Research* 33: 399-409.
21. Gonzalez, A., I. Martin and L. Ayerbe. 1999. Barley yield in water- stress conditions. The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Research* 62: 23-34.
22. Gonzalez, A., V. Bermejo and B. S. Gimeno. 2010. Effect of different physiological traits on grain yield in barley grown under irrigated and terminal water deficit conditions. *Journal of Agriculture Science* 148: 319–328.
23. Guttieri, M. J., J. C. Stark, K. O'Brien and E. Souza. 2001. Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science* 41: 327–335.
24. Hochman, Z. 1982. Effect of water stress with phasic development on yield of wheat growing in a semi-arid environment. *Field Crops Research* 5: 55-67.
25. Huang, B. 2000. Role of morphological and physiological characteristic in throught resistance of plants. PP: 39-64. *In:* R. Willkinson (Ed.). Plant Environmental Interaction. Marcel Dekker Inc. New York.
26. Jithesh, M. N., S. R. Prashanth, K. R. Sivaprakash and A. K. Parida. 2006 Antioxidative response mechanisms in halophytes: their role in stress defense. *Journal of Genetics* 85: 237-254.
27. Khajeh, N., Y. Emam, H. Pakneyat and A. A. Kamgarhaghighi. 2008. Interaction of plant growth regulator chlormequat chloride (CCC) and drought stress on growth and grain yield of three barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.). *Iranian Field Crop Science Journal* 39: 215-224. (In Farsi).
28. Kobata, T., A. Jairo and N. C. Turner. 1992. Rate of development of photosynthesis water deficits and grain filing of spring wheat. *Crop Science Journal* 32: 1238-1242.
29. Luigi, C., F. Rizza, B. Farnaz, E. Mazzucotelli, A. M. Mastrangelo, E. Francia, C. Mare, E. N. Marc, M. G. Roslyn and M. J. Dalling. 1985. Effect of post - anthesis drought on cell division and starch accumulation in developing wheat grains. *Annals of Botany* 55:433-444.
30. Majidian, M., A. Ghalavand, A. A. Kamgar Haghighi and N. Karimian. 2008. Effect of drought stress, nitrogen fertilizer and manure on chlorophyll meter reading, grain yield and yield components in grain maize cv. SC 704. *Iranian Journal of Crop Sciences* 10: 303-330 (In Farsi).
31. Marc. E. N., M. G. Roslyn and M. J. Dalling. 1985. Effect of post - anthesis drought on cell division and starch accumulation in developing wheat grains. *Annals of Botany* 55:433-444.
32. Martin, M., F. Micell, J. A. Morgan, M. Scalet and G, Zerbi. 1993. Synthesis of osmotically active substances in winter wheat leaves as related to drought resistance of different genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science* 171:176-184.
33. Mary, J. G., C. S. Jeffrey, O. B. Katherine and S. Edward. 2001. Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science* 41: 327-335.
34. Massood, A., N. A. Shab, M. Zeeshan and G. Abraham. 2006. Differential response of antioxidant enzymes to salinity stress in two varieties of *Azolla* (*Azolla pinnata* and *Azolla filiculcides*). *Environmental and Experimental Botany* 58: 216-222.
35. Nikolaeva, M. K., S. N. Maevskaya, A. G. Shugaev and N. G. Bukhov. 2010. Effect of drought on chlorophyll content and antioxidant enzyme activates in leaves of three wheat cultivars varying in productivity. *Russian Journal of Plant Physiology* 57: 87-95.
36. Rajala, A., K. Hakala, P. Makela, S. Muurinen and P. Peltonen-Sainio. 2009. Spring wheat response to timing of water deficit through sink and grain filling capacity. *Field Crops Research* 114: 263–271.
37. Ranjana, R., R. S. Purty, V. Agarwl and S. C. Gupta. 2006. Transformation of tomato cultivars "Pusa Ruby" withbsp a gene from populstremula for drought tolerance. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 84: 55-67.
38. Richards, R. A., A. G. Condon and G. J. Rebetzke. 2001. Traits to improve yield in dry environments. *In:* M. P.

Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio and A. McNab (Eds.). Application of Physiology in Wheat Breeding. D. F. CIMMYT, Mexico.

39. Royo, C., M. Abaza, R. Blanco and L. F. Garcia del Moral. 2000. Triticale grain growth and morphometry as affected by drought stress, late sowing and simulated drought stress. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 1051–1059.
40. Sairam, R. K., K. V. Rao and G. C. Srivastava. 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress. antioxidant active and osmolyte concentration. *Plant Science* 163: 1037-1046.
41. Sairam, R. K. and D. C. Saxena. 2000. Oxidative stress and antioxidant in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science* 184: 55-61.
42. Siani, H. S. and D. Aspinall. 1981. Effects of water deficit on sporogensis in wheat. *Annals of Botany* 43: 623-633.
43. Wang, Z. M., A. L. Wei and D. M. Zheng. 2001. Photosynthetic characteristic of non-leaf organs of winter wheat cultivar differing in ear type and their relationship with grain mass per ear. *Photosynthetica* 39: 239-244.
44. Zhong-Hu, H. and S. Rajaram. 1994. Differential responses of bread Wheat characters to high temperature. *Euphytica* 72: 197-203.