آثار تنش خشکی بر ویژگی‌های آناتومیک و فیزیولوژیک برگ دو رقم گندم

طیبه جعفریان[۱*]، علی اکبر مقصودی مود[۱] و وحید رضا صفاری[۲]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۱/۹/۶ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۱/۱۱/۱۸)

چکیده

هدف از این تحقیق بررسی آثار تنش خشکی بر آناتومی آوندهای چوبی و آبکش، سلول‌های مزوفیل، اپیدرم بالا و پایین، محتوی آب نسبی و سرعت تراوش یونی غشاها در برگ چهارم دو رقم گندم بود. ارقام شعله به‌عنوان رقم حساس و آذر۲ به‌عنوان رقم متحمل به خشکی در دو شرایط تنش خشکی (۶۰% ظرفیت زراعی) و شاهد (۱۰۰% ظرفیت زراعی) درگلخانه تحقیقاتی دانشگاه باهنر کرمان در سال زراعی ۱۳۹۰ به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی کشت شدند. نتایج حاصل نشان داد که تنش خشکی باعث تغییر قطر آوند چوبی و آبکش، مساحت سلول‌های مزوفیل و اپیدرم بالا در چهار مقطع برگ شده است در حالی‌که هیچ‌گونه اثر متقابل معنی‌داری بین رقم و تنش بر مساحت اپیدرم پایین و محتوی آب نسبی برگ دیده نشد. اثر تنش بر میزان یون تراوش یافته از غشا ۱۵ و۳۰ دقیقه پس از قرار دادن بافت برگی در آب در هر دو رقم در سطح احتمال ۱% معنی‌دار بود در حالی‌که ۶۰ دقیقه بعد هیچ‌گونه اختلاف معنی‌داری دیده نشد. اثر تنش بر میزان یون تراوش یافته ۱۵و۳۰ دقیقه پس از غوطه‌ور شدن در آب به‌مدت ۴ ساعت رقم شعله بیشتر بوده و باعث افزایش معنی‌داری در آن شد. به‌نظر می‌رسد که تغییرات آناتومیک به‌وجود آمده در اثر تنش خشکی در برگ‌های گندم یک نوع واکنش بوده و لازم است که در آینده ارتباط این تغییرات با عملکرد در شرایط خشک در مجموعه بیشتری از ارقام بررسی شود.

واژه‌های کلیدی: مقطع میکروسکوپی، میزان تراوش یونی، محتوای آب نسبی، مزوفیل، مساحت

۱. به‌ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی‌ارشد و دانشیار زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان

۲. استادیار باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان

* : مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: j.taiebeh@yahoo.com

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]

مقدمه

گندم از دیر باز به‌صورت دیم در مناطق با رطوبت کم کشت و محصول نسبتاً رضایت بخشی تولید نموده است (۱۳، ۲۱ و ۲۴). بنابراین پیدا کردن ژرم پلاسم‌های گندم که متحمل به‌خشکی باشند، در این مناطق امکان‌پذیر می‌باشد. خصوصیات مختلفی در تحمل به‌خشکی نقش دارند. ویژگی‌های آناتومیک برگ به‌عنوان شاخص‌هایی که متأثر از تنش خشکی بوده و در این رابطه نقش دارند، مطرح شده‌اند (۲۰ و ۴۰). در دهه‌های گذشته مطالعات گسترده‌ای در مورد ویژگی‌های آناتومیکی و مورفولوژیکی مؤثر در تحمل به‌خشکی گیاهان از جمله سطح، شکل، توسعه، جهت‌گیری و ضخامت کوتیکول برگ‌ها و هم‌چنین مکانیزم‌های سازگاری فیزیولوژیک مثل راندمان مصرف آب زیاد، حفظ محتوای نسبی آب بالا و پایداری غشا سلول انجام شده است (۹).

خشکی تا حد زیادی باعث کاهش مساحت و توسعه سلول‌های مقطع عرضی برگ گندم می‌شود که ممکن است باعث تنوع ساختار درونی برگ‌های در حال رشد که تحت تأثیر تغییرات کارکرد فیزیولوژیکی خود قرار گرفته‌اند، شود. هیو و همکاران (۱۹) وجود سه منطقه با وظایف مجزا را در طی دوره‌ای که برگ گندم در حال رشد است شرح داده‌اند: اول منطقه تقسیم و طویل شدن سلول‌ها که در فاصله ۰-۳۰ میلی‌متر بالاتر از قاعده برگ قرار داشته و اصطلاحاً مریستم میان بافتی نامیده می‌شود. دوم منطقه رسوب دیواره ثانویه سلولی در فاصله ۳۰-۶۰ میلی‌متر و سوم منطقه فعال فتوسنتزی که در فاصله بیشتر از ۶۰ میلی‌متر از قاعده برگ قرار دارد. منطقه طویل شدن و رسوب دیواره ثانویه سلولی دارای حداکثر فعالیت متابولیکی بوده و در ضمن مقصد بسیار قوی برای ذخیره موقت مواد حاصل از فتوسنتز و سایر مواد آلی است (۲ و۱۸).

در مطالعات اخیر مشخص گردیده که تغییرات حاصل در ویژگی‌های آناتومیک برگ می‌تواند هدایت انتشاری دی اکسیدکربن از محفظه زیر روزنه به سوی محل انجام واکنش‌های کربوکسیلاسیون را کنترل و در نتیجه سرعت فتوسنتز را تعیین نماید (۱۳). کاریا و همکاران (۱۰) و کابوسلای و همکاران (۵) گزارش کردند که کمیت و کیفیت رشد گیاه به تقسیم و طویل شدن سلول‌هایی که تحت تأثیر تنش قرار می‌گیرند، بستگی دارد. گیلست و همکاران (۱۵)گزارش دادند که سلول‌های مزوفیل نسبت به سلول‌های غلاف آوندی تحت تنش آب بیشتر در معرض آسیب هستند. گزارش شده است که تعداد سلول‌های اپیدرمی به‌تدریج با افزایش تنش آب، کاهش می‌یابند اما تعداد روزنه‌ها کمتر کاهش می‌یابد (۲۳). جونز و همکاران (۲۰) کوچک‌تر شدن سلول‌های اپیدرمی را در گونه *Lolium perenne* در اثر بروز تنش کم‌آبی گزارش دادند.

یکی از مهم‌ترین تغییرات ناشی از تنش خشکی کاهش محتوای نسبی آب برگ (RWC) است (۳۴). این صفت می‌تواند به‌عنوان شاخصی از تحمل به تنش خشکی گیاه در نظر گرفته شود. در موارد زیادی جهت تعیین اختلاف ارقام از نظر تحمل به خشکی از این کمیت استفاده شده است. شونفلد و همکاران (۳۱) بیان کردند که با افزایش تنش کم آبی RWC در برگ‌های گندم کاهش پیدا می‌کند که علت آن کاهش جذب آب توسط ریشه‌ها در شرایط خشک می‌باشد. مون و آلرگ (۲۵) با بررسی اثر شبنم و تنش خشکی روی بادرنجبویه نتیجه گرفتند که تنش خشکی موجب کاهش ۳ مگاپاسکالی پتانسیل آب گیاه، کاهش ۳۴ درصدی محتوای آب برگ، بسته شدن روزنه‌ها و در نتیجه پایین آمدن جذب CO_2، کاهش میزان فتوسنتز و در نتیجه کاهش عملکرد می‌گردد. بنابراین کاهش RWC در اثر تنش کم‌آبی، تأثیراتی منفی روی مقدار فتوسنتز انجام شده دارد (۳۳). بین میزان RWC و سرعت تعرق نیز ارتباط وجود دارد که به نوبه خود می‌تواند باعث تخلیه رطوبت ذخیره شده در خاک قبل از رسیدگی دانه گردد.

غشاهای سلولی و اندامک‌های داخل آنها که از جنس چربی و پروتئین هستند نقش بسیار مهمی در ادامه حیات دارند(۲۲). انجام واکنش‌های متابولیکی مختلف مثل فتوسنتز در کلروپلاست‌ها و تنفس در میتوکندری‌ها با محصور شدن پیش

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]

جدول ۱. مقادیر میانگین مربعات در تجزیه واریانس داده‌های مربوط به محتوای آب نسبی و میزان یون تراوش یافته در سه زمان ۱۵، ۳۰، ۶۰ دقیقه پس از شروع آزمایش

منابع تغییر	درجه آزادی	RWC	میزان یون تراوش یافته		
			۱۵	۳۰	۶۰
بلوک	۲	۶/۵۷$^{n.s}$	۱/۱۹$^{n.s}$	۰/۴۶$^{n.s}$	۰/۴۹$^{n.s}$
رقم	۱	۴۲/۲۷*	۲۴/۷۶**	۳۲/۳۹**	۲/۵۱$^{n.s}$
تنش	۱	۴۴/۸*	۱۲/۳۴**	۱۴/۵۳**	۱۳/۰۵$^{n.s}$
رقم×تنش	۱	۱۴/ ۶$^{n.s}$	۱۳/۷۰**	۱۵/۲۵**	۲/۸۲$^{n.s}$
خطا	۶	۴/۴	۵۷۰/۰	۶۷/۰	۹۳/۸
ضریب تغییرات		۲	۱۰	۹	۲۸

*و**: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و ns: غیرمعنی‌دار

ماده‌ها و آنزیم‌های مربوط به هر یک در یک سیستم بسته غشایی امکان‌پذیر می‌گردد. اگرچه ورود و خروج مواد از غشاها انجام می‌شود اما این عمل به‌صورت انتخابی، در مورد مواد معین انجام می‌شود. ضعف سیستم غشایی در کنترل ورود و خروج مواد از آن می‌تواند ناشی از اثرات عوامل تنش‌زای محیطی باشد. با توجه با این‌که در چنین شرایطی علاوه بر ملکول‌ها، آنیون‌ها و کاتیون‌ها نیز از غشا سلولی به بیرون تراوش می‌یابند، بنابراین اندازه‌گیری تغییرات حاصل در هدایت الکتریکی محلولی که بافت گیاهی در آن غوطه‌ور مانده است می‌تواند نشانگر میزان اثرات وارده بر غشا در شرایط تنش باشد (۱۲).

با توجه به آنچه که بیان شد هدف از این آزمایش بررسی آثار تنش خشکی بر خصوصیات آناتومیک و فیزیولوژیک برگ دو رقم گندم نان ایرانی شامل شعله به‌عنوان یک رقم حساس و آذر به‌عنوان یک رقم متحمل به خشکی است.

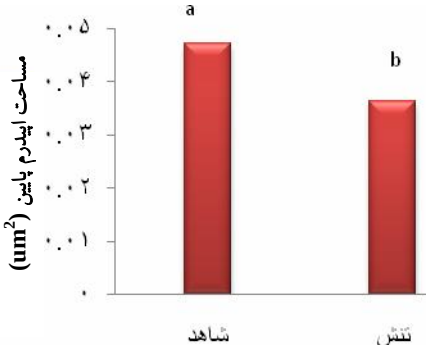
مواد و روش‌ها

آزمایش در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید باهنر کرمان در سال زراعی ۱۳۹۰ به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. ابتدا بذور ارقام شعله و آذر۲ به‌مدت یک روز روی کاغذ صافی مرطوب قرار داده شده و پس از جوانه‌زنی در گلدان‌هایی به قطر ۱۱ و ارتفاع۱۲ سانتی‌متر کشت شدند. خاک هر گلدان مخلوط خاک مزرعه (۵۰%) و کوکوپیت (۲۵%) و ورمی‌کولایت (۲۵%) بود که قبل از کاشت توسط قارچ‌کش بنومیل ضد عفونی شد. وزن خاک هر گلدان ۷۰۰ گرم و ظرفیت زراعی آن ۳۴% بود. رطوبت گلدان‌ها در تیمار تنش به ۶۰% ظرفیت مزرعه و در تیمار شاهد به ۱۰۰% ظرفیت مزرعه رسید. در تمام دوره آزمایش روزانه گلدان‌ها توزین شده و مقدار کاهش وزن آنها معادل آب تبخیر شده تلقی گردیده و با جبران آن رطوبت آنها در حد مقادیر ذکر شده حفظ شد.

پس از رشد کامل برگ چهارم نمونه‌برداری از آن جهت تعیین خصوصیات آناتومیکی صورت گرفت. برگ با دقت از غلاف در اطراف آن آزاد و سپس از قاعده با یک تیغ تیز برش داده شد. پس از آن نمونه‌هایی از قطعات برگی در فواصل ۲-۷ میلی‌متر، ۱۵-۲۲ میلی‌متر، ۳۰-۳۵ میلی‌متر و ۶۰-۶۵ میلی‌متر بالاتر از قاعده برگ با استفاده از خط کش محل برش مشخص و توسط تیغه برش داده شده است. به منظور تهیه مقاطع میکروسکوپی نمونه‌ها بلافاصله در فرمالین ۱۰% به‌مدت دو روز قرار گرفتند. به‌دلیل این‌که برگ‌ها در حین آبگیری تمایل به لوله

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]



شکل۱. مقایسه مقادیر میانگین اثر تنش بر مساحت اپیدرم پایین. اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری براساس آزمون دانکن در سطح ۵% معنی‌دار نیست.

شدن دارند جهت جلوگیری از این عمل قطعات برگی روی تکه‌های مقوا منگنه شدند. در مرحله بعد به منظور آبگیری از نمونه‌ها آنها را به‌ترتیب در مخلوط اتانول ۹۶% و فرمالین ۱۰% به نسبت (۱:۱) به‌مدت یک ساعت قرار داده و سپس به‌ترتیب دراتانول۵۰%، اتانول ۷۰%، اتانول ۸۰%، اتانول ۹۰%، اتانول ۹۶% و در دو مرحله در اتانول ۱۰۰% و نهایتاً دو بار در گزیلل خالص قرار داده شدند. برای پارافین‌گیری نمونه‌ها طی دو مرحله در پارافین خالص قرار گرفته و بلوک‌های پارافین حاوی نمونه تهیه شدند. از نمونه‌های آماده شده، توسط میکروتوم برش‌های عرضی به ضخامت ۵ میکرومتر گرفته شد. برش‌های آماده شده روی لام منتقل و در آون با دمای ۷۰ درجه به‌مدت ۲۰ دقیقه قرار داده شدند. در مرحله بعد رنگ‌آمیزی نمونه‌ها با استفاده از هماتوکسلین و ائوزین جهت مشاهده بهتر توسط میکروسکوپ نوری صورت گرفت. جهت اندازه‌گیری پارامترهای آناتومیک شامل مساحت و قطر آوند چوبی، آبکش، مزوفیل، غلاف آوندی، اپیدرم بالا و پایین از میکروسکوپ نوری استفاده شد. از اسلایدها توسط میکروسکوپ نوری مجهز به دوربین با بزرگ‌نمایی ۴۰x شیئی و ۱۰x چشمی تصویر تهیه شد. اندازه‌گیری مساحت و قطر سلول‌ها توسط نرم‌افزار Scion Image صورت گرفت. جهت اندازه‌گیری مساحت و قطر سلول‌ها از میانگین ۵ سلول به‌صورت تصادفی استفاده شده است.

برای اندازه‌گیری محتوی آب نسبی، نمونه‌های برگ بلافاصله بعد از قطع شدن در نایلون‌های زیپ‌دار قرار داده شده و در یک ظرف تاریک حاوی یخ به منظور جلوگیری از ورود نور و انجام فتوسنتز و تنفس به سرعت به آزمایشگاه منتقل شدند. از هر برگ به اندازه‌های مساوی نمونه برگی جدا و بلافاصله با استفاده از ترازوی دیجیتالی مدل (AEL-4SM) با دقت $^{-5}$ ۱×۱۰ گرم توزین و وزن تازه نمونه‌ها (M1) ثبت شد(۲۶). پس از آن نمونه‌های وزن شده در ظروف حاوی آب مقطر و در محیط تاریک قرار داده شدند. پس از گذشت ۴ ساعت و رسیدن به وضعیت اشباع مجدداً نمونه‌ها توزین شدند (M2). به منظور به‌دست آوردن وزن خشک (M3) نمونه‌ها در آون به‌مدت۴۸ ساعت در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. با استفاده از معادله شونفلد و همکاران (۳۱) RWC به روش زیر محاسبه شد.

$$RWC = [(M_1 - M_3)/(M_2 - M_3)] \times 100 \qquad [۱]$$

برای به‌دست آوردن سرعت تراوش یونی از غشا از هر برگ ۵ دیسک برگی توسط سوراخ کن دارای لبه تیز آماده کرده و درون لوله درب‌دار حاوی ۵ میلی‌لیتر آب مقطر قرار داده شد. سپس توسط دستگاه هدایت‌سنج (ساخت کارخانه آلمان Windaus آلمان) به‌مدت یک ساعت هر دو دقیقه یکبار هدایت الکتریکی محلول ثبت شد. اندازه‌های به‌دست آمده در برابر زمان مربوطه مورد تجزیه رگرسیون دوره‌ای قرار گرفتند درهر مورد بهترین مدل برازش داده شد به‌طوری‌که بالاترین ضریب تبین به‌دست آید. معادلات به‌دست آمده برای برآورد مقدار هدایت الکتریکی در زمان‌های ۱۵، ۳۰ و۶۰ دقیقه پس از شروع

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]

جدول۲. مقادیر میانگین مربعات در تجزیه واریانس داده‌های مربوط به صفات آناتومیک برگ گندم

منابع تغییر	درجه آزادی	آوند آبکش	آوند چوبی	مزوفیل	اپیدرم بالا	اپیدرم پایین
		قطر		مساحت		
بلوک	۲	۰/۰۰۰۵۶$^{n.s}$	۰/۰۰۰۴۴$^{n.s}$	۰/۰۰۰۱$^{n.s}$	۰/۰۰۰۰۶$^{n.s}$	۰/۰۰۰۱$^{n.s}$
تنش	۱	۰/۰۰۱۵$^{n.s}$	۰/۰۰۰۹۳$^{n.s}$	۰/۰۰۱۳**	۰/۰۰۰۱$^{n.s}$	۰/۰۰۱۴**
رقم	۷	۰/۰۰۲۹*	۰/۰۳۶**	۰/۰۰۰۸**	۰/۰۰۰۴**	۰/۰۰۰۶**
رقم×تنش	۷	۰/۰۰۳۳**	۰/۰۱۱**	۰/۰۰۰۹**	۰/۰۰۰۲**	۰/۰۰۰۲$^{n.s}$
خطا	۳۰	۰۰۰۸۸/۰	۰۰۳۱/۰	۰۰۰۱/۰	۰۰۰۰۴/۰	۰۰۰۱/۰
ضریب تغییرات		۱۳	۸	۱۹	۱۷	۲۴

*و**: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و ns: غیرمعنی‌دار

آزمایش مورد استفاده قرار گرفتند. در اکثر موارد مدل زیر بهترین برازش را نشان داد:

$$Y = a + bt + ct^2 \qquad [۲]$$

که در آن Y هدایت الکتریکی محلول، a، b و c ضرایب رگرسیون و t زمان می‌باشند.

داده‌ها طبق مدل خطی افزایشی طرح بلوک‌های کامل تصادفی مورد تجزیه واریانس و میانگین تیمارها با استفاده از روش آزمون چند دامنه‌ای دانکن مورد مقایسه قرار گرفتند. تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و مقایسه میانگین‌ها توسط نرم‌افزار MSTAT-C وآنالیز تصاویرجهت اندازه‌گیری محیط، مساحت و قطر سلول‌ها توسط نرم‌افزار Scion - Image انجام گرفت.

نتایج و بحث

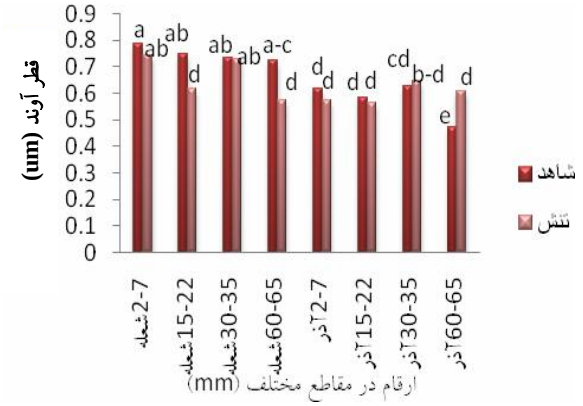
آوند چوبی

همان‌طورکه جدول تجزیه واریانس (جدول ۲) نشان می‌دهد اثر متقابل رقم× تنش بر سطح مقطع عرضی یا قطر آوند چوبی بسیار معنی‌دار است. تغییرات اندازه سیستم آوندی در گیاهان به‌عنوان یک مکانیزم در پاسخ به تنش رطوبتی می‌باشد (۷).

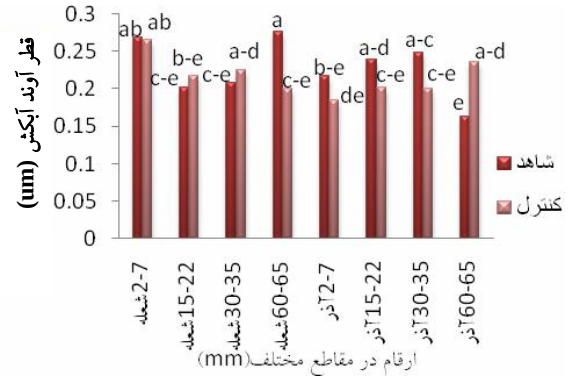
بنا به گزارش برخی محققین واریته حساس به خشکی گندم زمستانی دارای دستجات آوندی بزرگ‌تر در مقایسه با واریته‌های مقاوم بوده است (۲۸). تنش رطوبتی در رقم شعله به‌طور معنی‌داری باعث کاهش قطر آوند چوبی در مقطع ۱۵-۲۲ و ۶۰-۶۵ میلی‌متر شد. هم‌چنین در مقطع ۷-۲و ۳۰-۳۵ میلی‌متر قطر آوند در شرایط تنش کاهش یافته اما نسبت به شاهد اختلاف معنی‌داری را نشان نمی‌دهد. قطر آوند چوبی رقم آذر۲ تحت تأثیر تنش رطوبتی در مقطع ۶۰-۶۵ میلی‌متر به‌طور معنی‌داری افزایش یافته است در حالی‌که تحت شرایط تنش در مقطع ۱۵-۲۲ و ۲-۷ میلی‌متر نسبت به شاهد کاهش اما در ۳۰-۳۵ میلی‌متر بدون این‌که اختلاف معنی‌داری نسبت به شرایط شاهد نشان دهند افزایش یافته است. (شکل ۲). مطابق آنچه که در رقم شعله به‌عنوان یک رقم حساس به خشکی در کرمان دیده شده است (۱) در شرایط تنش اندازه سلول‌ها کاهش یافته است که احتمالاً در اثر فعال شدن مسیرهای بیوشیمیایی مربوط به سنتز لیگنین و رسوب آن در دیواره سلولی و کاهش سنتز پروتئین و در نتیجه کاهش اندازه سلول است (۳۶). هم‌چنین نشان داده شده است که رشد سلول در پاسخ به تنش اسمزی ناشی از تنش خشکی توسط ژن‌های رمز ساز آنزیم‌هایی مانند S-آدنوزیل‌متیونین‌سنتاز و پراکسیدازها که می‌توانند در بیوسنتز لیگنین دخالت داشته باشند، کنترل می‌شوند (۳۶). فعالیت زیاد این آنزیم باعث تولید مقدار زیاد لیگنین و رسوب آن در دیواره‌ها، ضخیم شدن دیواره و اشغال فضای داخلی آن شده و در نتیجه قطر داخلی آوند کاهش می‌یابد. در این آزمایش در مقطع ۶۰-۶۵ میلی‌متر در رقم آذر۲ قطر آوند چوبی

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]



شکل۲. مقایسه مقادیر آثار متقابل رقم × تنش بر قطر آوند چوبی. اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵% معنی‌دار نیست.



شکل۳. مقایسه مقادیر آثار متقابل رقم × تنش بر قطر آوند آبکش. اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵% معنی‌دار نیست.

به‌عنوان یک رقم مقاوم به خشکی، بر خلاف انتظار افزایش یافته است که با توجه به این شواهد دلیل آن معلوم نیست. مشکل اصلی در حال حاضر یافتن ارتباط بین این تغییرات با اثرات فرآیندهای فیزیولوژیکی که در آن نقش مهمی دارند می‌باشد (۲۶)، به‌ویژه در مواردی که عکس‌العمل‌های مربوطه تحت کنترل چند ژن باشند، پیدا کردن ژن‌ها و پروتئین‌های کلیدی کنترل کننده بسیار مشکل است. یکی از راهکارهای موجود در این رابطه مشخص کردن گروه‌های ژنی توسط مکان‌یابی نواحی از ژنوم مربوطه که مسئول پاسخ به یک تنش محیطی خاص هستند می‌باشد، اگرچه این روش بسیار کند انجام می‌شود(۳۸).

ویژگی‌های آوند آبکش

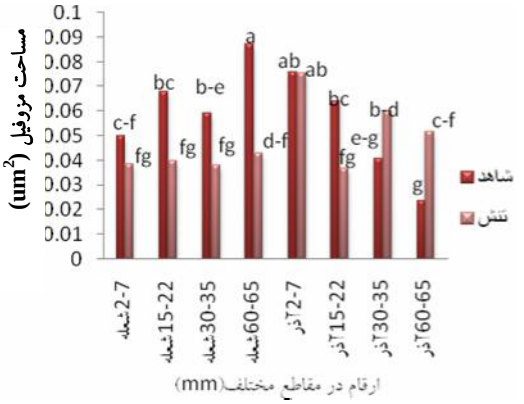
تجزیه واریانس داده‌ها نشان می‌دهد که آثار متقابل رقم×تنش و اثر رقم بر سطح مقطع عرضی یا قطر آوند آبکش معنی‌دار است در حالی‌که اثر تنش معنی‌دار نمی‌باشد. قطر آوند آبکش در رقم شعله و آذر۲ در مقطع ۶۰-۶۵ میلی‌متر تحت تأثیر تنش به‌ترتیب به‌صورت معنی‌داری کاهش و افزایش یافته در حالی‌که در سایر نقاط تغییرات معنی‌داری مشاهده نمی‌شود (شکل ۳). با توجه به این‌که انواع مختلف آوندها نقش‌های متفاوتی در عملکرد فیزیولوژیکی برگ دارند و آوندهای آبکش به‌طور عمده برای بارگیری و حمل و نقل مواد مغذی هستند می‌توان انتظار داشت که مقدار مواد فتوسنتزی که در واحد زمان از سطح مقطع عرضی آوند آبکش حرکت می‌کنند، تحت تأثیر سطح مقطع عرضی یا قطر آوند آبکش که ممکن است سرعت انتقال را محدود سازد (۶) قرار گیرند. این موضوع ممکن است کاهش رشد و نهایتاً عملکرد را به دنبال داشته باشد که نیازمند تحقیق می‌باشد.

مساحت سلول‌های مزوفیل

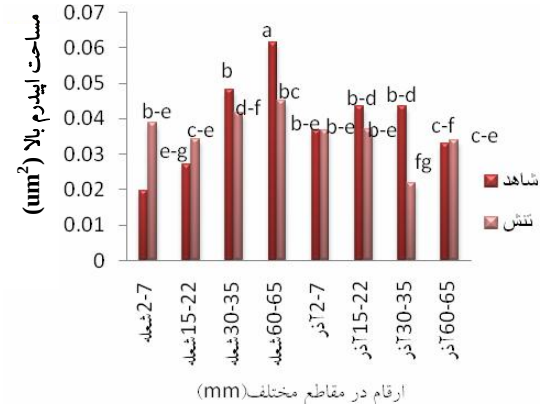
نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان می‌دهد که اثر متقابل رقم×تنش و اثر رقم و تنش بر مساحت سلول‌های مزوفیل معنی‌دار است (جدول ۲). تنش به‌طور معنی‌داری باعث کاهش مساحت سلول‌های مزوفیل در رقم شعله در مقطع ۱۵-۲۲، ۳۰-۳۵ و ۶۰-۶۵ میلی‌متر نسبت به شاهد شده است(شکل ۴). هم‌چنین در مقطع ۱۵-۲۲ میلی‌متر در رقم آذر۲، تنش به‌طور معنی‌داری باعث کاهش مساحت سلول‌های مزوفیل شده درحالی‌که در مقطع ۳۰-۳۵ و ۶۰-۶۵ میلی‌متر مساحت سلول‌های مزوفیل تحت شرایط تنش به‌طور معنی‌داری نسبت به شرایط شاهد افزایش یافته است (شکل ۴). سلول‌های مزوفیل دارای مقدار زیادی کلروپلاست هستند و از طرف دیگر تعداد زیاد این سلول‌ها نسبت سطح داخلی به سطح خارجی

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]



شکل۴. مقایسه مقادیر آثار متقابل رقم × تنش بر مساحت مزوفیل. اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵% معنی‌دار نیست.



شکل۵. مقایسه مقادیر آثار متقابل رقم × تنش بر مساحت اپیدرم بالا. اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵% معنی‌دار نیست.

برگ را افزایش می‌دهند. این امر باعث تماس بیشتر CO_2 با دیواره سلولی و افزایش مقدار جذب آن می‌شود و در صورتی که سطح خارجی برگ ثابت باشد افزایش کارآیی تعرق را به دنبال خواهد داشت (۲۸). گیلست و همکاران (۱۵)گزارش دادند که سلول‌های مزوفیل نسبت به سلول‌های غلاف در شرایط تنش آب بیشتر در معرض آسیب هستند. کاتر و همکاران (۱۱) گزارش کردند که به نظر می‌رسد کاهش اندازه سلول پاسخ اصلی سلول‌ها به کمبود آب باشد. نشان داده شده است که در برگ زیتون در شرایط تنش خشکی، اندازه سلول‌های مزوفیل کاهش می‌یابد در حالی‌که تعداد سلول‌های مزوفیل و به تبع آن تعداد کلروپلاست‌ها و میزان جذب CO_2 افزایش می‌یابد (۳). در این آزمایش در تعداد محدودی از نمونه‌ها افزایش در تعداد سلول‌های مزوفیل مشاهده گردید که می‌توان انتظار داشت افزایش جذب CO_2 و کارآیی تعرق را در آنها به دنبال داشته باشد.

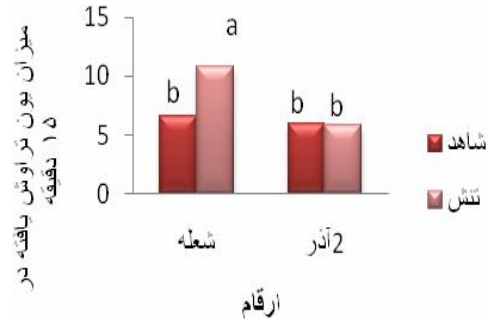
مساحت سلول‌های اپیدرم

تجزیه واریانس داده‌های مربوط به مساحت سلول‌های اپیدرم بالا نشان می‌دهد که اثر متقابل رقم×تنش و اثر رقم معنی‌دار است در حالی‌که اثر تنش معنی‌دار نمی‌باشد (جدول۲). مساحت سلول‌های اپیدرم بالا در رقم شعله در اثر تنش در مقطع ۲-۷ میلی‌متر به‌طور معنی‌داری نسبت به شاهد افزایش یافته است (شکل-۵) در حالی‌که در مقطع ۳۰-۳۵ و۶۰- ۶۵ میلی‌متر مساحت سلول‌های اپیدرم بالا به‌طور معنی‌داری در شرایط تنش نسبت به شاهد کاهش یافته است. هم‌چنین تنش به‌طور معنی‌داری باعث کاهش مساحت سلول‌های اپیدرم بالا در رقم آذر۲ در مقطع ۳۰-۳۵ میلی‌متر نسبت به شاهد شده است. در حالی‌که در سایر نقاط مساحت سلول‌های اپیدرمی در شرایط تنش نسبت به شاهد اختلاف معنی‌داری را نشان نمی‌دهد. جونز و همکاران (۲۰) کوچک‌تر شدن سلول‌های اپیدرمی را در *Lolium perenne* در اثر تنش آب گزارش دادند. آرتیاموس و گارگ (۳) گزارش کردند؛ که اندازه سلول‌های اپیدرمی و مزوفیل در برگ دو رقم زیتون تحت شرایط آب کاهش به‌طور قابل ملاحظه‌ای کاهش می‌یابد.

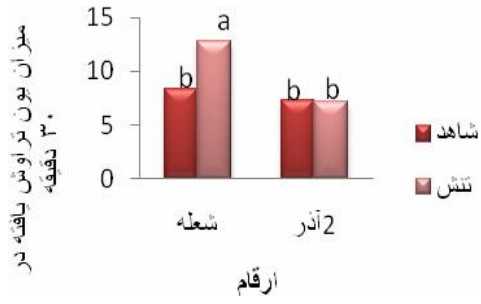
با توجه به نتایج تجزیه واریانس (جدول۲) ملاحظه می‌شود که اثر متقابل رقم×تنش بر مساحت سلول‌های اپیدرم پایین معنی‌دار نیست در حالی‌که اثر رقم وتنش معنی‌دار می‌باشد. شکل ۱ نشان می‌دهد که در اثر تنش مساحت سلول‌های اپیدرم پایین به‌طور معنی‌داری نسبت به شاهد کاهش یافته است. کاهش در اندازه سلول تحت شرایط تنش رطوبتی ممکن است به‌عنوان مکانیزم سازگاری با خشکی در نظر گرفته شود (۱۱و ۳۵).

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]



شکل۶. مقایسه مقادیر میانگین آثار متقابل رقم × تنش بر سرعت تراوش یونی در ۱۵دقیقه اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵% معنی‌دار نیست.



شکل۷. مقایسه مقادیر میانگین آثار متقابل رقم × تنش برسرعت تراوش یونی در ۳۰ دقیقه اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵% معنی‌دار نیست.

محتوای آب نسبی

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان می‌دهد که اثر متقابل رقم×تنش معنی‌دار نیست در حالی‌که اثر تنش و رقم بر محتوای آب نسبی معنی‌دار است. به‌طورکلی میزان محتوای آب نسبی برگ در اثر تنش کاهش یافت. علاوه بر این میزان محتوای آب نسبی در رقم آذر ۲ بیشتر از شعله بود (جدول ۱). پاک‌نژاد و همکاران (۳۰)گزارش کردند که کاهش محتوای آب نسبی با بیشتر شدن شدت تنش صورت می‌پذیرد. زیاد بودن میزان آب موجود در برگ از یک طرف و کم بودن سرعت از دست رفتن آن، نشان‌دهنده سازگاری به خشکی در ژنوتیپ‌هایی مثل آذر۲ است و می‌تواند به‌عنوان یک معیار انتخاب در جهت مقاومت به خشکی مورد استفاده قرار گیرد (۳۴ و ۴۱).

سرعت تراوش یون

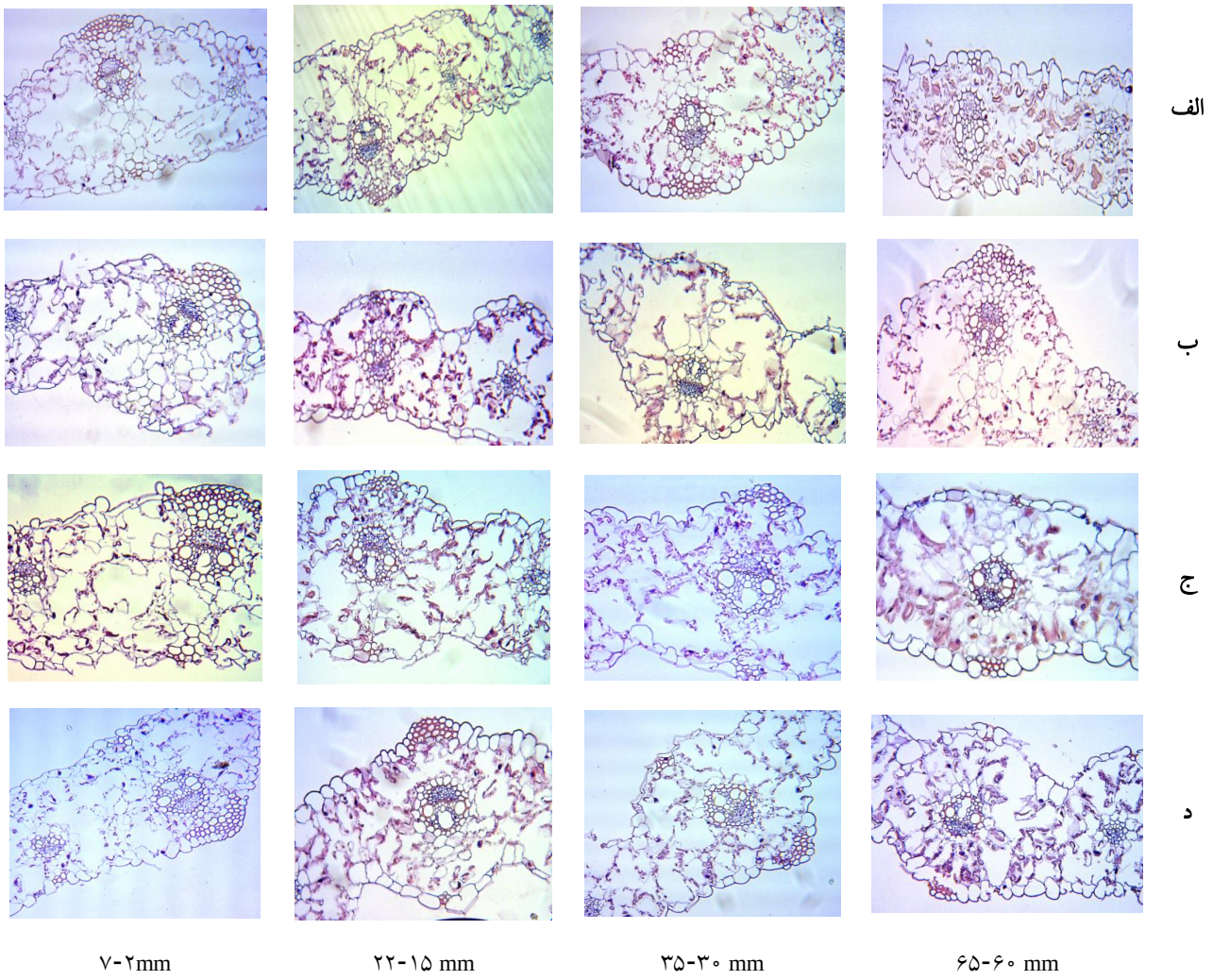
تجزیه واریانس داده‌ها (جدول-۱) نشان داد که اثرمتقابل تنش در واریته و اثر واریته و تنش برای میزان یون تراوش یافته از برگ در دو زمان ۱۵ و ۳۰ دقیقه پس از تماس با آب در سطح احتمال ۱% معنی‌دار بود در حالی‌که در زمان ۶۰ دقیقه هیچ کدام از آثار معنی‌دار نبود. این موضوع می‌تواند نشان‌دهنده این نکته باشد که بهتر است اختلافات در مقدار تراوش یونی را در فاصله زمانی ۳۰ دقیقه اول پس از تماس بافت زنده برگی با آب جستجو نماییم زیرا پس از انقضای این دوره زمانی اختلافات از بین می‌روند. افزایش میزان هدایت الکتریکی محلول در تماس با نمونه‌های برگی ناشی از تراوش مداوم یون‌ها به محلول بوده و سرعت تراوش نشان‌دهنده پایداری غشا در برابرخروج یون‌ها می‌باشد. نتایج نشان می‌دهند که میزان خروج یون رقم شعله در دقیقه ۱۵ و ۳۰ تحت تأثیر تنش به‌طور معنی‌داری افزایش یافته است در حالی‌که در رقم آذر ۲ در این دو زمان غشا در برابر خروج یون در شرایط تنش از خود مقاومت نشان داده است (اشکال۶ و ۷). گزارش شده است که دیواره سلولی در اثر تنش خشکی تخریب شده و شیره سلولی و واکوئلی به داخل محیط تراوش نموده و باعث افزایش غلظت و بالا رفتن هدایت الکتریکی (EC) محلول می‌شوند (۱۶). بدین ترتیب هر چه هدایت الکتریکی محلول در تماس با نمونه بیشتر باشد نشانه آن است که سلول‌های بیشتری تخریب شده و آن رقم مقاومت کمتری به خشکی دارد (۳۱).

نتیجه‌گیری

قطر، مساحت سلول‌های مزوفیلی و سیستم آوندی در برگ گندم تحت تأثیر تنش خشکی تغییر می‌یابد. به نظر می‌رسد، که این موضوع در ارقام مقاوم و حساس به خشکی به‌طور یکسانی صورت می‌گیرد (شکل ۸). ممکن است تغییر اندازه‌ها

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]



شکل ۸. تصاویر میکروسکوپی از مقاطع مختلف برگ ارقام گندم آذر۲ (الف- تحت شرایط نرمال و ب- تحت شرایط تنش) و شعله (ج- تحت شرایط نرمال و د- تحت شرایط تنش)

یک نوع مکانیزم سازگاری باشد؛ که در اثر فعال شدن ژن‌های مسئول سنتز لیگنین و رسوب آن در دیواره‌ها به‌وجود آمده باشد (۳۶). رابطه این تغییرات آناتومیکی با عملکرد مستلزم انجام تحقیقات بیشتر است.

منابع مورد استفاده

1. Abdolshahi, R., A. Safarian, M. Nazari, S. Pourseyedi and G. Mohamadi-Nejad. 2012. Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) Using different multivariate methods. *Archives of Agronomy and Soil Science* 59 (5): 685-704.
2. Allard, G. and C. J. Nelson. 1991. Photosynthate partitioning in basal zones of tall fescue leaf blades. *Plant Physiology* 95: 663-668.
3. Artemios. M. and B. George. 2002 Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. Department of Botany, *School of Biology*, Aristotle University, 54006 Thessaloniki.
4. Barker, N. R., K. Oxborough, T. Lawson and J. I. L. Morison. 2001. High resolution imaging of photosynthetic activities of tissues, cells and chloroplasts in leaves. *Journal of Experimental Botany* 52:615-621.

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]
[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]

5. Causley, G. S. O., A. Ito and A. Alejal. 2002. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit. *Plant Science* 63:815–827.
6. Canny, M. J.1960. The rate of translocation. *Biology Reviwes* 35:507-532.
7. Claudio, L. and S. Andrea. 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in vitis *vinifera* L. *Journal of Experimental Botany* 49:693-700.
8. Chang, C. S. and D. S. Chou. 1975. Studies on the mechanism of drought resistance in tobacco plant. *Bulletin of Taiwan Tobacco* Res. Ins. P. 9AI.
9. Chavez, M. M. and M. M. Oliveira. 2004 Mechanisms underlying plant resistance to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany* 55: 2365-2384.
10. Correia, M. J. D., M. Coelho and M. David. 2001. Response to seasonal drought in three cultivars of *Ceratonia siliqua*; leaf growth and water relation. *Tree Physiology* 21: 645–653.
11. Cutler, J.M., D.W. Rains and R.S. Loomis. 1977. The importance of cell size in the water relations of plants. *Journal of Plant Physiology* 40: 255–260.
12. Dlugokecka, E. and A. Kacperska-Palacz. 1978. Re-examination of electrical conductivity method for estimation of drought injuries. *Journal of Plant Biology* 20:262-267.
13. Dubetz, S. and S. B. Bole. 1973. Effectes of moisture stress at early heading and the nitrogen fertilizer on three wheat cultivars. Canada Journal. *Plant Science* 53:1-5.
14. Evans, J. R., S. Kemmerer, B.A. Setchell and G. S. Hudson. 1994. The relationship between CO2 transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of Rubisco. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 4754–4795.
15. Giles, K.E., M. F. Beard sell and D. Cohen. 1974. Cellular and ultra cellular changes in mesophyll and bundle sheath cell of maize in response to water stress. *Plant Physiology* 54:208-12.
16. Haghparast. R.1997. Select in for drought stress tolerance in wheat cultivars. MSc. Thesis, Tabriz Univ., Tabriz, Iran. (In Farsi).
17. Hammed, M., A.R. Rae and U. Mansur. 1995. Manifestation of water stress on some primitive wheat land races. *Science International* 6: 75–8.
18. Hu, Y. and U. Schmidhalter .1998. Spatial distribution of mineral elements and their net deposition rates in the elongating wheat leaf under saline soil conditions. *Planta* 204:212–219.
19. Hu, Y., H. Schnyder and U. Schmidhalter. 2000. Carbohydrate accumulation and partitioning in elongating leaves of wheat in response to saline soil conditions. *Australian Journal of Plant Physiol*ogy 27:363– 370.
20. Jones, M.B., L.E. Leaf and W. Stiles. 1980. Water stress in field grown perennial ryegrass. II. Its effect on leaf water status, stomata resistance and leaf morphology. *Annals of Applied Biology* 96: 103–10.
21. Khannachopra, R., P.S.S. Rao, M. Maheshwari, L. Xiabing and K.S. Shivshankar. 1994. Effect of water deficit on accumulation of dry matter, carbon and nitrogen in the kernel of wheat genotypes differing in yield stability. *Annals of Applied Biology* 74: 503–11.
22. Majidi Heravan, E. 1994. Resistant physiological mechanism to environmental limited. *In*: Proc. of the 3rd Crop Production Science.(In Farsi).
23. McCrea, K, J. and S. D. Davis. 1974. Effect of water stress and temperature on leaf size and on size and number of epidermal cells in grain sorghum, *Crop Science* 14: 751-755.
24. Medrano. H., M. A. Parry and D. X. Social. 1997. Lawler, and Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. *Annals of Applied Biology*. 131 491_/501.
25. Munne, S. and L. Alleger. 1999. Role of dew on the recovery of water stressed *Melissa officinalis* L. *Journal of Plant Physiology* 154(5-6): 759-766.
26. Munnes, R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* 167: 645–663.
27. Maghsoudi Moud, A. A. 2009. Physiologycal, Morphological and Anatomical Bases of Drught Tolerance in Wheat. Shahid Bahonar University of Kerman pub., Kerman.
28. Nobel, P. S. 1980. Leaf anatomy and water use efficiency. PP. 43-55. *In*: N. C. Turner and P. J. Kramer (Eds.), Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. John Wily & Sons Pub., New York,
29. Ridley, E. J. and G.W. Todd. 1966. Anatomical variations in the wheat leaf following internal water stress. *Botanical Gazette* 127: 235–8.
30. Paknejad, F., E. Majidi heravan, Q. Nor mohammadi, A. Siyadat and S. Vazan. 2007. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *American Journal of Biochemistry and Biotechnology* 5(4): 162-169.
31. Schonfeld, M.A., R.C. Johnson, B. Carver and D.W. Morphine. 1988. Water relation in winter wheat as drought resistance indicator. *Crop Science* 28: 526-531.
32. Shirmard Kermanshahi, M. 2003. Effects of reduced irrigation stress on some morphological and physiological traits In safflower cultivars. MSc. Thesis, Islamic Azad University, Karaj Branch, Karaj, Iran.

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]

33. Siddique, M. R. B., A. Hamid and M.S. Islam. 2000. Drought stress effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin of Avademia Sinica* 41: 35-39.
34. Sivakumar, M. V. K. and P. Singh.1987. Response of chickpea cultivars to water stress in a semi arid environment. *Experimental Agriculture* 23:53-61.
35. Strudel, E., U. Zimmermann. U. Lottie, 1977. Effect of turger pressure and cell size on the wall elasticity of plant cells. *Plant Physiology* 59: 285–289.
36. Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. Plant Physiology, Fourth Edition. Sinauer Associates. Sunderland, MA. 764 pages.
37. Tazara, W., V. J. Mitchel, S. D. Driscoli and D. W. Lawlor. 1999. Water deficit inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and Apt. *Nature* 401:914-917.
38. Tuberose, R., S. Salvia. 2006. Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops. *Trends in Plant Science* 11: 405–412.
39. Vazan, S., Z. Ranji, M. Tehrani, A. Ghalavand and M. Saaneyi. 2002. Drought stress effects on ABA accumulation and stomata conductivity of sugar beet. *Iranian Journal of Agricultural Sciences* (In Farsi) 3:176-180.
40. Verona, G. and F. Calcagno. 1991. Influence of vascular system in *Tritium durum* Desf. on drought adaptation. *Cereal Research Communications* 19: 319–26.
41. Winter, S. R., J. Muick and K. B. Porter. 1988. Evaluation of screening techniques for breeding drought resistant winter wheat. *Crop Science* 28: 512-516.

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2024-03-28]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1393.4.13.7.5]