دو فصلنامه علمی-پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران
جلد ۲۲، شماره ۱، صفحه ۶۶-۵۵ (۱۳۹۳)

ارزیابی برخی صفات فیزیولوژیکی در جمعیت‌هایی از *Aegilops triuncialis* تحت تنش خشکی

زهرا تقی‌پور[۱]، رسول اصغری‌زکریا[۲*]، ناصر زارع[۳] و پریسا شیخ‌زاده[۳]

۱- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد اصلاح نباتات دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل

۲*- نویسنده مسئول مکاتبات، دانشیار، دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل

پست الکترونیک: r-asghari@ uma.ac.ir

۳- استادیار، دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل

تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۰۵/۱۰ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۰۳/۰۷

چکیده

به‌منظور ارزیابی فیزیولوژیکی تحمل به تنش خشکی در جمعیت‌هایی از گونه *Aegilops triuncialis*، آزمایشی در شرایط گلخانه به‌صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملا تصادفی با سه تکرار در دانشگاه محقق اردبیلی در سال ۱۳۹۰ اجرا شد. سه رژیم آبیاری به‌صورت آبیاری کامل، آبیاری تا مرحله تورم سنبله و آبیاری تا مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله به‌عنوان سطوح عامل اول و هشت جمعیت مختلف از *A. triuncialis* به‌عنوان سطوح عامل دوم در نظر گرفته شدند. مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل (F_V/F_M ،F_M) و تعداد روزنه با افزایش تنش خشکی کاهش یافت. کاهش قابل ملاحظه‌ای در محتوای کلروفیل و میزان کارتنوئید برگ در شرایط تنش خشکی به‌ویژه در تنش مرحله تورم سنبله مشاهده شد. همچنین وقوع تنش خشکی موجب کاهش ۲۶ درصدی در محتوای نسبی آب برگ نسبت به شرایط بدون تنش گردید. میزان هدایت روزنه‌ای نیز در تنش مرحله تورم سنبله ۴۶ درصد و در مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله ۵۵ درصد کاهش یافته، اما میزان پرولین افزایش پیدا کرد. در شرایط کم آبی در مرحله ظهور سنبله، جمعیت‌های هوراند، مرند و ماکو از نظر محتوی نسبی آب برگ نسبت به سایر جمعیت‌ها برتری نسبی داشتند و می‌توان آنها را به‌عنوان جمعیت‌های متحمل به تنش خشکی برای مطالعات بعدی معرفی نمود.

واژه‌های کلیدی: آژیلوپس، پرولین، تعداد روزنه، تنش خشکی، فلورسانس کلروفیل، محتوای آب نسبی برگ

مقدمه

گونه‌های آژیلوپس از خویشاوندان وحشی گندم منبع با ارزشی برای ژن‌های مقاومت به تنش‌های زیستی و غیرزیستی و اصلاح صفات کمی و کیفی گندم به‌شمار می‌روند (Schneider & Molnar-Lang, 2008). گونه *Aegilops triuncialis* تتراپلوئید (۲n=۴x=۲۸) با فرمول ژنومی UUCC است که از تلاقی بین گونه‌های *Aegilops umbellulata* (با فرمول ژنومی UU) و *Aegilops caudata* (با فرمول ژنومی CC) به‌وجود آمده است (Wang *et al.*, 1997). این گونه در بین گونه‌های مختلف آژیلوپس بیشترین پراکنش را در جهان دارد و تا ارتفاع ۲۷۰۰ متری از سطح دریا یافت می‌شود. به‌علت پلی‌پلوئید بودن، سازگاری این گونه به شرایط محیطی بیشتر است (Van Slageren, 1994).

خشکی یکی از مهمترین تهدیدهای جهانی برای تولید مواد غذایی به‌شمار می‌آید که عامل برهم زننده تعادل گیاه از طریق اختلال در فرایندهای فیزیولوژیک و بیولوژیک می‌باشد (Ober *et al.*, 2005). از مهمترین تغییرات ناشی از این تنش، کاهش محتوای آب نسبی برگ (RWC) است. این صفت می‌تواند توانمندی گیاه را در تحمل به تنش

خشکی نشان دهد. کاهش محتوای آب نسبی و بسته شدن روزنه‌ها اولین تأثیر خشکی بوده که از طریق اختلال در ساخت مواد فتوسنتزی، موجب کاهش میزان عملکرد می‌شود. تنش خشکی با کاهش محتوای نسبی آب برگ و ایجاد محدودیت روزنه‌ای، باعث بسته شدن روزنه‌ها و کاهش فتوسنتز می‌شود (Yang *et al.*, 2007; Molnar *et al.*, 2002). بر اثر تنش خشکی محتوی رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی (کلروفیل *a* و *b*) در برگ‌ها کاهش می‌یابد (Burce, 1991؛Behra *et al.*, 2002). نتایج بیشتر بررسی‌ها گویای آن است که کمبود آب از طریق کاهش محتوای رنگدانه‌های فتوسنتزی (Burce, 1991)، کاهش در فعالیت آنزیم‌های فتوسنتزی به‌ویژه آنزیم روبیسکو (Fendina *et al.*, 1993)، کاهش فتوسنتز و رشد (Hassan, 2006) موجب کاهش عملکرد می‌شود.

امروزه فلورسانس کلروفیل به‌عنوان ابزاری مناسب جهت مطالعه کارکرد فتوسنتز در پاسخ به تنش‌های محیطی مانند شوری و خشکی مورد توجه به‌نژادگران قرار گرفته است (Monneveux *et al.*, 1990؛ Maxwell & Johnson, 2000). تنش خشکی موجب کاهش فلورسانس متغیر (F_V) و عملکرد کوانتوم (F_V/F_M) می‌شود (Paknejad *et al.*, 2007). وقتی شدت نور کافی باشد فلورسانس از مقدار F_0 به حداکثر مقدار خود یعنی F_M افزایش می‌یابد (Shir-Mard-Kermanshahi, 2003). نسبت فلورسانس متغیر به حداکثر فلورسانس (F_v/F_M)، نشان‌دهنده بیشینه عملکرد کوانتومی فتوسیستم II می‌باشد و برای گیاهانی که در شرایط تنش قرار ندارند، در حدود ۰/۸۵ می‌باشد و در شرایط تنش خشکی، شوری و گرما مقدار آن کمتر خواهد شد (Zhao *et al.*, 2007). همچنین گزارش شده است که فلورسانس حداکثر (F_M) در شرایط تنش خشکی در چغندر کاهش می‌یابد (Mohammadian *et al.*, 2003; Vazan *et al.*, 2003).

تعداد و تراکم روزنه در گیاهان مختلف و حتی در درون یک گونه خاص گیاهی نیز متغیر است. گیاهانی که در محیط‌های مرطوب رشد می‌کنند دارای روزنه بیشتر و کوچکتر نسبت به گیاهان رشد یافته در زیستگاه‌های خشک هستند (Heidari Sharif-Abad, 2000). در شرایط تنش خشکی، روزنه‌ها به‌منظور کاهش تلفات آب بسته می‌شوند (Brownlee, 2001). در شرایط تنش خشکی، با بسته شدن روزنه‌های سطح برگ از اتلاف بیشتر آب موجود در گیاه از طریق تعرق جلوگیری می‌شود. در نتیجه، ورود دی‌اکسید کربن به برگ نیز کاهش یافته که منجر به کاهش فتوسنتز می‌شود (Cornic, 2000). پرولین یکی از اسید آمینه‌های فعال در تنظیم اسمزی سلول است که علاوه بر ذخیره نیتروژن، با کاهش قابلیت اسمزی سیتوپلاسم، گیاه را در تحمل تنش یاری می‌دهد (Rontein *et al.*, 2002).

آگاهی از تنوع ژنتیکی موجود در ارقام اهلی و خویشاوندان وحشی یک گونه گیاهی، در بکارگیری آنها در برنامه‌های اصلاحی از اهمیت زیادی برخوردار است (Hardon *et al.*, 1994). در این راستا، یکی از اصول مهم و راهبردی در اصلاح نباتات، شناسایی ژن‌های مفید در ذخایر توارثی گیاهی به‌عنوان یک برنامه پیش اصلاحی است. بنابراین، هدف از این پژوهش، مطالعه تأثیر تنش خشکی بر تغییرات پارامترهای فلورسانس کلروفیل، تجمع پرولین، عوامل روزنه‌ای و شناسایی جمعیت‌های متحمل به خشکی در گونه *A. triuncialis* از خویشاوندان وحشی گندم می‌باشد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به‌صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در گلخانه دانشگاه محقق اردبیلی در پاییز ۱۳۹۰ به اجرا در آمد. هشت جمعیت مختلف از گونه *A. triuncialis* شامل جمعیت‌های ماکو، مرند، هشترود، نمین، هوراند، کرج، مشگین‌شهر و اهر در سه سطح مختلف آبیاری شامل آبیاری کامل به‌عنوان شاهد براساس نیاز گیاه و شرایط محیطی، آبیاری تا مرحله متورم شدن سنبله (مرحله رشدی ۴۵ زادوکس) و بعد قطع آبیاری تا مرحله برداشت و آبیاری تا ۵۰ درصد ظهور خوشه (مرحله رشدی ۵۵ زادوکس) و بعد قطع آبیاری تا مرحله برداشت به‌عنوان سطوح تنش مورد ارزیابی قرار گرفتند. اعمال تیمار در هر گلدان پس از مشاهده ۵۰ درصد تعداد بوته‌های ظاهر شده در آن مرحله (متورم شدن سنبله و یا ۵۰ درصد ظهور خوشه) انجام گردید. بذرها ابتدا با هیپوکلریت سدیم یک درصد به‌مدت ۱۵ دقیقه ضدعفونی شدند و پس از شستشو در آب مقطر، درون ظروف پتری استریل که کف آن با کاغذ صافی استریل پوشانده شده بود، قرار گرفتند. بعد از جوانه‌زنی بذرها در دستگاه ژرمیناتور در دمای ۲۵ درجه سانتیگراد، گیاهچه‌های یکنواخت به‌داخل گلدان‌های

پلاستیکی (به‌طول ۴۰، عرض ۳۰ و ارتفاع ۲۰ سانتی‌متر) به‌تعداد ۲۰ بوته در هر گلدان منتقل شدند. تنظیمات گلخانه شامل رطوبت نسبی ۴۰ درصد، دمای دوره روشنایی ۳ ± ۲۰ درجه سانتی‌گراد، دمای دوره تاریکی ۳ ± ۱۶ درجه سانتی‌گراد و طول روز و شب به‌ترتیب ۱۶ و ۸ ساعت بود. کلیه عملیات داشت و برداشت برای همه تیمارها به‌صورت یکسان اجرا شد. برای اندازه‌گیری میزان فلورسانس کلروفیل از دستگاه OSI 30 (کمپانی ADC Bioscietific) استفاده شد. تمام اندازه‌گیری‌ها در ساعات ۱۰ تا ۱۳ به‌منظور به‌حداقل رساندن تغییرات روزانه انجام شد. در ابتدا گیره‌های مخصوص پس از اطمینان از بسته بودن دریچه‌های آنها روی برگ‌ها نصب شدند، به‌طوری که از رگبرگ اصلی فاصله داشته باشند. برگ‌ها به‌مدت ۱۵ دقیقه برای توقف واکنش روشنایی فتوسنتز در تاریکی قرار گرفتند. پس از سپری شدن این مدت گیره‌ها به فیبر نوری دستگاه متصل شدند و دریچه گیره‌ها باز شدند و پارامترهای فلورسانس اولیه (F_0)، فلورسانس حداکثر (F_M) و نیز قابلیت عملکرد کوانتوم (F_V/F_M) به‌دست آمد. هدایت روزنه‌ای با استفاده از دستگاه پرومتر مدل Leaf Porometer SC-1، که با قرار دادن برگ پرچم در داخل سنسور دستگاه، اعداد مربوط به‌میزان مقاومت روزنه بر حسب $mmol^2/m^2s$ قرائت شد. برای اندازه‌گیری تعداد روزنه از لاک بی‌رنگ معمولی استفاده شد. به‌این ترتیب که برگ جدا شده از بوته، روی یک قطعه‌ای شیشه‌ای صاف قرار داده شد و با دستمال کاغذی لایه فوقانی به‌آرامی تمیز شد. سپس لایه مذکور با قشری نازک از لاک بیرنگ پوشانیده شد. پس از خشک شدن لاک با استفاده از نوار چسب معمولی لایه فوق را برداشته و روی یک لام تمیز چسبانده و با استفاده از میکروسکوپ نوری (۱۰x) تعداد روزنه‌ها در میلی‌متر مربع شمارش شد.

استخراج پرولین با استفاده از روش (Bates, *et al.*, 1973) انجام شد. غلظت پرولین برای هر نمونه بر حسب میکروگرم پرولین در هر گرم وزن تر محاسبه شد. دو هفته پس از اعمال تنش، برای اندازه‌گیری RWC، چند برگ از قسمت‌های بالایی بوته انتخاب و وزن تر آنها اندازه‌گیری شد. به‌منظور تعیین وزن تورژسانس نمونه‌ها به‌مدت ۲۴ ساعت در شدت نور کم و در دمای اتاق، داخل آب مقطر قرار داده شدند. در پایان به‌منظور تعیین وزن خشک به‌مدت ۲۴ ساعت در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند و RWC از طریق رابطه زیر به‌دست آمد (Schlemmer *et al.*, 2005):

$$RWC = (\text{وزن تر} - \text{وزن خشک}) / (\text{وزن تورژسانس} - \text{وزن خشک}) \times 100$$

برای سنجش کلروفیل از بافت تازه برگی استفاده شد. ۰/۲ گرم از بافت برگ با استون ۸۰٪ به‌تدریج ساییده شد تا کلروفیل وارد محلول استونی شود و در نهایت حجم محلول با استون ۸۰٪ به ۲۰ میلی لیتر رسانده شد. محلول حاصل به‌مدت ۱۰ دقیقه در ۱۹۷۰ g سانتریفوژ گردید و بعد جذب نوری محلول رویی در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۵، ۶۶۳ نانومتر توسط اسپکتروفتومتر قرائت شد. مقدار کلروفیل و کارتنوئید طبق معادله‌های زیر به‌دست آمد (Arnon, 1967).

$$\text{Chlorophyll a} = (19.3 * A_{663} - 0.86 * A_{645})\ V/100W$$

$$\text{Chlorophyll b} = (19.3 * A_{645} - 3.6 * A_{663})\ V/100W$$

$$\text{Carotenoide} = 100(A_{470}) + 3.27(\text{mg chl. a}) - 104(\text{mg chl. b})/22$$

V: حجم نهایی فالکون و W: وزن نمونه برگی می‌باشد.

برای محاسبه درصد تغییرات صفات در اثر کم آبی از فرمول زیر استفاده شد.

$$\text{درصد تغییر صفت} = (Yp-Ys)/Yp \times 100$$

که در آن Yp و Ys به‌ترتیب میانگین صفت در شرایط بدون تنش و تنش می‌باشند. مثبت‌بودن درصد تغییر صفت به‌معنی افت میزان آن صفت و منفی بودن آن به‌منزله افزایش آن در محیط‌های تنش خواهد بود. تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS ver.9 و در صورت معنی‌دار بودن برش‌دهی اثر متقابل انجام شد و مقایسه میانگین‌ها توسط آزمون Lsmeans در سطح احتمال پنج درصد انجام شد.

نتایج

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که بین سطوح مختلف تنش خشکی و بین جمعیت‌ها و همچنین اثر متقابل

آنها از لحاظ مؤلفه‌های فلورسانس کلروفیل (F_0، F_M و F_V/F_M)، محتوای کلروفیل *a* و *b* و کاروتنوئید برگ، میزان پرولین، هدایت روزنه‌ای، تعداد روزنه در سطح زیرین برگ و محتوی آب نسبی برگ اختلاف معنی‌داری وجود داشت که نشان‌دهنده رفتار متفاوت جمعیت‌ها در محیط‌های مختلف می‌باشد. اثر متقابل جمعیت و تنش خشکی برای تعداد روزنه در سطح رویی برگ معنی‌دار نشد (جدول ۱). برش‌دهی اثر متقابل برای صفات مورد مطالعه نیز نشان داد که در تمامی سطوح تنش تفاوت بین جمعیت‌ها معنی‌دار بود.

با این تفاوت که برای F_V/F_M در شرایط بدون تنش و برای محتوی کلروفیل *b* در تنش مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله بین جمعیت‌ها اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد و در بقیه سطوح تنش تفاوت معنی‌داری از نظر آماری وجود داشت (جدول ۲). میانگین صفات مورد مطالعه در هر سطح تنش و درصد کاهش آنها نسبت به شرایط بدون تنش در جدول ۳ و نتایج مقایسه میانگین بین جمعیت‌ها در هر سطح تنش به روش Lsmeans در جدول ۴ نشان داده شده است.

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر پارامترهای فیزیولوژیک در جمعیت‌های *A. triuncialis*

منابع تغییر	درجه آزادی	فلورسانس اولیه (F_0)	فلورسانس حداکثر (FM)	قابلیت عملکرد کوانتوم (FV/FM)	کلروفیل *a*	کلروفیل *b*	کاروتنوئید	میزان پرولین	میزان هدایت روزنه‌ای	تعداد روزنه سطح رویی برگ	تعداد روزنه سطح زیرین برگ	محتوای آب نسبی
جمعیت	۷	۱۴۶۷۹/۳*	۳۶۳۲۰/۶**	۰/۰۱۲**	۰/۰۷۵**	۰/۰۰۹**	۰/۱۶۸**	۰/۰۶۶**	۳۵۸/۲۵**	۷۵۴۰/۸**	۷۶۳۲/۵**	۴۹۸/۳۴**
تنش خشکی	۲	۱۰۱۵۸/۳**	۴۶۶۳۹۳/۸**	۰/۰۲۶**	۰/۲۱۵**	۰/۰۶۲**	۰/۱۶۱**	۱۱/۵۱**	۶۶۷۴/۶۹**	۳۸۸۱۱/۷**	۲۷۳۶۱/۱**	۱۸۵۶/۶**
جمعیت × تنش	۱۴	۳۹۲۵/۵**	۵۸۲۳۷**	۰/۰۰۴**	۰/۰۰۴**	۰/۰۰۷**	۰/۰۰۸**	۰/۰۵۵**	۱۵۷/۹۱**	۶۴۷/۰۵ ns	۸۹۱/۰۷**	۱۰۸/۱**
اشتباه آزمایشی	۴۸	۷۰۸/۲۵	۷۵۶۷/۶	۰/۰۰۰۷	۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۱	۰/۰۰۰۲	۰/۰۱۲	۸/۳۳۳	۵۰۹/۵	۳۵۴/۶	۳/۸۲
ضریب تغییرات (٪)		۱۳/۵	۱۰/۶	۳/۵	۶/۲	۲۲/۵۳	۲/۷	۲۷/۹۳	۷/۵۹	۷/۸	۷/۴	۳/۲

ns و **، * : به‌ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال یک و پنج درصد.

جدول ۲- میانگین مربعات حاصل از برش‌دهی واریانس اثر متقابل جمعیت‌های *A. triuncialis* در سطوح مختلف تنش خشکی

سطوح تنش	درجه آزادی	فلورسانس اولیه (F_0)	فلورسانس حداکثر (FM)	قابلیت عملکرد کوانتوم (FV/FM)	کلروفیل *a*	کلروفیل *b*	کاروتنوئید	میزان پرولین	میزان هدایت روزنه‌ای	تعداد روزنه سطح زیرین برگ	محتوای آب نسبی
بدون تنش	۷	۱۷۲۳/۹*	۷۱۰۴۳**	۰/۰۰۰۲۵ns	۰/۰۱۲**	۰/۰۰۳**	۰/۰۴۳**	۰/۰۴۷**	۴۲۹/۶۸**	۴۲۸۱/۳**	۲۶۴/۷**
تنش در مرحله تورم سنبله	۷	۱۴۵۶۳**	۶۳۳۴۶**	۰/۰۱۶۸**	۰/۰۳۵**	۰/۰۰۳**	۰/۰۵۸**	۰/۰۹**	۱۱۹/۷۸**	۳۱۱۴/۰۴**	۲۳۹/۰۲**
تنش در مرحله ۵۰٪ ظهور سنبله	۷	۶۲۴۳/۴**	۳۲۹۲۷**	۰/۰۰۴۳**	۰/۰۳۷**	۰/۰۰۱ns	۰/۰۸۳**	۰/۰۳۶**	۱۲۴/۵۷**	۲۰۱۹/۲۴**	۲۱۰/۸**

ns، ** و * : به‌ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال یک و پنج درصد.

جدول ۳ – میانگین صفات مورد مطالعه در سطوح مختلف تنش خشکی و درصد کاهش آنها نسبت به شرایط بدون تنش

صفت	میانگین			درصد کاهش میانگین صفات	
	شاهد	آبیاری تا مرحله تورم سنبله	آبیاری تا مرحله ۵۰٪ ظهور سنبله	آبیاری تا مرحله تورم سنبله	آبیاری تا مرحله ۵۰٪ ظهور سنبله
F_0 (m/s) (فلورسانس اولیه)	۱۷۶/۸۲	۲۱۶/۶	۲۰۵/۹	−۲۲/۵	−۱۶/۴
F_M (m/s) (فلورسانس حداکثر)	۹۷۶/۱۱	۷۴۸/۹	۷۲۲/۵	۲۳/۳	۳۶/۰
F_V/F_M (m/s) (عملکرد کوانتوم)	۰/۸۰	۰/۷۱	۰/۷۲	۱۱/۳	۱۰/۰
کلروفیل *a* (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	۰/۳۷	۰/۱۹	۰/۲۴	۴۸/۲	۳۵/۱
کلروفیل *b* (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	۰/۱۴	۰/۰۵	۰/۰۷	۶۴/۶	۴۹/۴
کاروتنوئید (میلی‌گرم بر گرم وزن تر)	۰/۵۹	۰/۴۳	۰/۴۸	۲۷/۱	۱۸/۶
پرولین (میکرومول در گرم بافت تازه)	۰/۴۶	۱/۷۸	۰/۷۵	−۲۸۶/۹	−۶۲/۹
هدایت روزنه‌ای (میلی مول/ مترمربع ثانیه)	۵۷/۱	۳۰/۹	۲۵/۹	۴۵/۸	۵۴/۵
تعداد روزنه سطح رویی برگ	۳۳۲/۲۶	۲۵۲/۹۱	۲۸۱/۲۵	۲۳/۸	۱۵/۶
تعداد روزنه سطح زیری برگ	۲۸۶/۹	۲۱۹/۳۷	۲۵۲/۲	۲۳/۵	۱۲/۱
محتوای آب نسبی (٪)	۷۲/۷	۵۴	۵۴/۰۹	۲۵/۷	۲۵/۶

بحث

با افزایش شدت تنش خشکی میزان F_0 به‌طور معنی‌داری زیاد شد (جدول ۲). به‌طوری که تنش در مرحله تورم سنبله افزایش ۲۲/۵ درصدی را در میزان F_0 نشان داد. در شرایط بدون تنش بیشترین F_0 مربوط به جمعیت‌های اهر و هوراند بود، که به‌غیر از جمعیت‌های ماکو و مرند با سایر جمعیت‌ها اختلاف معنی‌داری نداشتند. با اعمال تنش در مرحله تورم سنبله، جمعیت اهر بیشترین F_0 و جمعیت‌های مشگین‌شهر و مرند کمترین مقدار را به‌خود اختصاص دادند ولی اختلاف آنها با جمعیت‌های ماکو و کرج معنی‌دار نبود. همچنین بین جمعیت‌های هشترود، نمین و هوراند اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد. با قطع آبیاری در مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله بیشترین مقدار F_0 برای جمعیت اهر و کمترین مقدار آن برای جمعیت هوراند به‌دست آمد که با جمعیت‌های مشگین‌شهر، ماکو و نمین اختلاف معنی‌داری نداشت (جدول ۴). همچنین با افزایش شدت تنش خشکی میزان F_M به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۳)، به‌طوری که در تنش در مرحله تورم سنبله ۲۶ درصد کاهش نشان داد. در شرایط بدون تنش بیشترین مقدار F_M را جمعیت‌های هشترود، نمین و هوراند داشتند و با جمعیت‌های اهر و مرند اختلاف معنی‌داری نداشتند. کمترین مقدار آن برای جمعیت‌های مشگین‌شهر، ماکو و کرج مشاهده شد. بیشترین مقدار F_M در تنش مرحله تورم سنبله برای جمعیت‌های اهر، هشترود، هوراند، کرج و ماکو مشاهده شد. در این سطح از تنش کمترین مقدار F_M برای جمعیت نمین به‌دست آمد. در تیمار آبیاری تا مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله بیشترین مقدار F_M مربوط به جمعیت‌های اهر، مشگین‌شهر و مرند و کمترین مقدار آن برای جمعیت‌های ماکو، نمین و هوراند مشاهده شد. البته جمعیت‌های هشترود و کرج اختلاف آماری معنی‌داری با این دو گروه نداشتند (جدول ۴).

شیب کاهشی عملکرد کوانتومی شاخص مناسبی برای ارزیابی ممانعت نوری در گیاهانی است که تحت تنش خشکی قرار گرفته‌اند (Paknejad *et al.*, 2007). کاهش نسبت F_V/F_M در شرایط تنش خشکی نشان‌دهنده کاهش کارایی فتوسیستم II است که به‌علت کاهش انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I تحت تأثیر تنش خشکی است (Lu and Zhang, 1998). وقوع تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار قابلیت عملکرد کوانتوم (F_V/F_M) شد. کاهش ۱۱ درصدی نسبت F_V/F_M با اعمال تنش در مرحله تورم

سنبله و ۱۰ درصدی در تنش در مرحله ۵۰٪ ظهور سنبله (جدول ۳) نشان‌دهنده کاهش میزان حفاظت نوری و دلیلی است بر اینکه تنش خشکی بر کارایی فتوسنتز اثر معنی‌داری گذاشته است (Ali-Dib *et al.*, 1994). در تنش مرحله تورم سنبله کمترین F_V/F_M در جمعیت‌های اهر و نمین مشاهده گردید و سایر جمعیت‌ها اختلاف معنی‌داری با یکدیگر نداشتند. در تنش مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله جمعیت هشترود بیشترین مقدار F_V/F_M را دارا بود و با جمعیت‌های مشگین‌شهر، ماکو و هوراند اختلاف آماری معنی‌داری نداشت و کمترین مقدار این پارامتر مربوط به جمعیت‌های اهر و نمین بود (جدول ۴).

جدول ۴- میانگین جمعیت‌های *A. triuncialis* در شرایط بدون تنش و تنش خشکی از لحاظ صفات مورد اندازه‌گیری

سطوح آبیاری	اکوتیپ	فلورسانس اولیه (**F0**)	فلورسانس حداکثر (**FM**)	قابلیت عملکرد کوانتوم (**FV/FM**)	کلروفیل ***a*** (میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ)	کلروفیل ***b*** (میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ)	کاروتنوئید (میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ)	میزان پرولین (میکروگرم)	میزان هدایت روزنه‌ای (میلی‌مول/ مترمربع ثانیه)	تعداد روزنه سطح زیرین برگ	محتوای آب نسبی (٪)
بدون تنش	اهر	۲۰۱/۲۵a	۱۰۲۹/۵ab	۰/۸۰۳a	۰/۴۱۴b	۰/۱۹۹a	۰/۶۵b	۰/۴۱۵ab	۴۴/۸۸c	۲۵۷/۰۲c	۸۱/۶۵b
	مشگین‌شهر	۱۶۹/۰۶ab	۸۲۲/۶۶c	۰/۷۸۶a	۰/۳۰۷e	۰/۱۳۱b	۰/۵۸d	۰/۳۷۷ab	۵۲/۱۰c	۲۸۴/۶۳bc	۵۴/۸۷e
	ماکو	۱۴۰/۹۱b	۷۶۸/۶۲c	۰/۷۸۷a	۰/۳۸۲c	۰/۱۲۷b	۰/۵۴e	۰/۳۱۸ab	۷۹/۴۷a	۲۳۱/۹۲cd	۷۹/۴۱bc
	مرند	۱۵۰/۱۶b	۱۰۳۵/۵ab	۰/۷۹۸a	۰/۴۵۳a	۰/۱۱۱b	۰/۶۹a	۰/۵۹۸ab	۵۲/۴۰c	۲۷۸/۶۱bc	۷۵/۱۸c
	هشترود	۱۷۴/۹۶ab	۱۰۵۱/۱۲a	۰/۷۹۵a	۰/۲۸۰f	۰/۱۱۳b	۰/۳۳f	۰/۳۱۴ab	۶۶/۴۵b	۳۰۲/۷۰b	۵۸/۸۹e
	نمین	۱۹۳/۶۶ab	۱۱۱۷/۰۰a	۰/۷۷۹a	۰/۳۷۹c	۰/۱۲۱b	۰/۷۰۴a	۰/۶۰۳a	۴۸/۲۷c	۳۳۲/۳۲a	۷۶/۴۸c
	هوراند	۲۰۹/۶۱a	۱۱۷۵/۰۰a	۰/۸۰۳a	۰/۴۵۵a	۰/۱۶۰ab	۰/۶۸۲a	۰/۶۰۷a	۶۴/۹۷b	۲۶۴/۵۵c	۸۸/۱۷a
	کرج	۱۷۵/۰۰ab	۸۰۹/۵۰c	۰/۷۸۴a	۰/۳۵۱d	۰/۰۹۵b	۰/۶۱۵c	۰/۴۸۱ab	۴۸/۲۵c	۳۴۳/۳۶a	۶۶/۹۵d
آبیاری تا مرحله تورم سنبله	اهر	۳۸۱/۵a	۸۳۲/۵۰a	۰/۶۴۵b	۰/۲۴۳c	۰/۰۸۳ab	۰/۴۳d	۱/۵۱۰ab	۳۱/۶۵b	۲۱۳/۳۵b	۴۲/۹۶cd
	مشگین‌شهر	۱۷۳/۸۳c	۷۲۵/۰۰b	۰/۷۶۳a	۰/۰۶۶f	۰/۰۴۰b	۰/۴۸c	۱/۷۸۵a	۳۳/۹۷ab	۲۱۷/۸۶b	۴۶/۰۹c
	ماکو	۱۷۸/۳۳bc	۷۴۶/۰۰ab	۰/۷۷۵a	۰/۱۴۴e	۰/۰۵۴b	۰/۲۵e	۱/۸۶۶a	۳۹/۲۰a	۱۹۵/۷۷bc	۶۶/۴۰a
	مرند	۱۶۱/۵۸c	۷۰۶/۰۰b	۰/۷۶۹a	۰/۳۵۰a	۰/۰۲۵b	۰/۵۰۹b	۲/۰۲۰a	۲۸/۱۷b	۲۲۳/۸۹b	۶۵/۲۴ab
	هشترود	۲۰۴/۰۰b	۸۴۲/۲۵a	۰/۷۶۲a	۰/۰۴۳f	۰/۰۲۱b	۰/۱۹۰f	۱/۸۷۴a	۲۷/۹۵b	۱۶۶/۶۶c	۴۵/۶۸c
	نمین	۲۲۰/۴۱b	۴۲۳/۷۵c	۰/۵۸۲b	۰/۲۰۷d	۰/۰۴۳b	۰/۵۵۲a	۱/۷۰۰ab	۱۹/۷۵c	۲۷۳/۵۹a	۴۱/۱۱d
	هوراند	۲۱۳/۲۵b	۸۵۲/۱۲a	۰/۷۸۱a	۰/۳۱۶b	۰/۱۲۴a	۰/۵۵۳a	۱/۹۱۶a	۲۸/۶۵b	۲۱۴/۳۵b	۶۱/۸۱b
	کرج	۱۹۹/۷۵bc	۸۶۴/۲۵a	۰/۷۷۳a	۰/۱۹۶d	۰/۰۶۱b	۰/۵۵۴a	۱/۵۷۹ab	۳۸/۰۰a	۲۴۹/۴۹ab	۶۲/۷۰ab
آبیاری تا مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله	اهر	۳۰۲/۰۰a	۸۹۱/۵۰a	۰/۶۷۹c	۰/۲۱۰d	۰/۰۵۲a	۰/۵۷۰b	۰/۶۹۲ab	۳۱/۵۵a	۲۳۷/۴۴bc	۵۰/۸۹b
	مشگین‌شهر	۱۸۸/۰۰bc	۸۱۲/۲۵a	۰/۷۶۸ab	۰/۰۵۶f	۰/۰۵۶a	۰/۳۸f	۰/۵۲۱b	۱۸/۳۸b	۲۴۶/۹۸b	۴۷/۱۷bc
	ماکو	۱۷۵/۵۸bc	۶۵۰/۷۵b	۰/۷۶۲ab	۰/۲۷۶bc	۰/۱۰۷a	۰/۴۳e	۰/۸۲۴a	۳۴/۸۵a	۲۱۲/۳۴c	۶۶/۲۳a
	مرند	۲۲۲/۰۰b	۸۰۰/۰۰a	۰/۷۳۶b	۰/۳۷۵a	۰/۰۵۹a	۰/۶۰۴a	۰/۸۰۵a	۳۱/۸۰a	۲۴۳/۴۶b	۶۶/۹۲a
	هشترود	۱۹۴/۶۶b	۶۹۸/۳۳ab	۰/۷۸۳a	۰/۱۰۹e	۰/۱۰۱a	۰/۱۳۷g	۰/۸۲۰a	۲۱/۱۲b	۲۵۱/۰۰d	۴۷/۲۶bc
	نمین	۱۹۰/۵۰bc	۵۸۷/۵۰b	۰/۶۸۴c	۰/۳۰۰b	۰/۰۷۱a	۰/۶۰۶a	۰/۶۹۴ab	۱۹/۲۰b	۲۹۱/۶۶a	۴۳/۹۵c
	هوراند	۱۵۰/۰۰c	۶۲۱/۳۳b	۰/۷۵۵ab	۰/۳۴۸a	۰/۰۶۹a	۰/۶۱۰a	۰/۸۵۰a	۲۹/۰۵a	۲۴۷/۴۸b	۶۵/۵۵a
	کرج	۲۲۴/۵۰b	۷۱۸/۵۰ab	۰/۷۳۴b	۰/۲۵۴c	۰/۰۵۶a	۰/۵۷۷b	۰/۶۸۱ab	۲۲/۷۵b	۲۸۷/۱۴a	۴۴/۷۴c

در هر ستون و هر سطح تنش حرف مشترک نشان‌دهنده عدم تفاوت آماری در سطح احتمال پنج درصد براساس آزمون Lsmeans می‌باشد.

جدول ۵- میانگین تعداد روزنه در سطح رویی برگ در اکوتیپ‌های *A. triuncialis* و سطوح مختلف تنش خشکی

ردیف	اکوتیپ و سطح تنش	تعداد روزنه
۱	محل	۲۷۴/۰۹bc
۲	مشگین‌شهر	۲۷۶/۱۰bc
۳	ماکو	۲۵۳/۳۴d
۴	مرند	۲۸۹/۶۵b
۵	هشترود	۲۷۲/۹۰bc
۶	نمین	۳۲۱/۷۸a
۷	هوراند	۲۸۰/۶۲b
۸	کرج	۳۴۱/۹۳a
۱	شاهد	۳۳۲/۲۶a
۲	آبیاری تا مرحله تورم سنبله	۲۵۲/۹۱c
۳	آبیاری تا مرحله ۵۰٪ ظهور سنبله	۲۸۱/۲۵b

اعدادی که با حروف مشترک نشان داده شده‌اند تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

بیشترین میزان F_V/F_M و F_M در سطح شاهد مشاهده شد و با افزایش تنش خشکی از میزان آنها کاسته شد (جدول ۳). اما با افزایش تنش بر میزان F_0 افزوده شد که نشان‌دهنده تخریب مراکز واکنش فتوسیستم II در شرایط تنش خشکی بود. مقدار F_V/F_M با افزایش تنش، روند کاهشی را نشان داد. قابلیت عملکرد کوانتوم (F_V/F_M) بستگی زیادی به قابلیت آب برگ دارد و شرایط خشکی باعث می‌شود که مقدار آن به زیر یک برود. جمعیت‌های متحمل به خشکی نسبت F_V/F_M بالاتری در مقایسه با جمعیت‌های حساس دارند که نشان‌دهنده بالا بودن کارایی فتوسیستم II در جمعیت‌های مقاوم است (Fracheboud, 2006). خشکی باعث کاهش میزان فتوسنتز در گندم و گونه‌های مختلف اژیلوپس می‌شود (Shah & Paulsen, 2003; Dulai *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2006).

در اثر تنش خشکی محتوی کلروفیل *a* در دو سطح تنش حدود ۴۸ درصد کاهش نشان داد (جدول ۳). مقایسه میانگین جمعیت‌ها در هر سطح تنش خشکی برای محتوی کلروفیل *a* (جدول ۴) نشان داد که در محیط بدون تنش و تنش مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله جمعیت‌های مرند و هوراند بیشترین محتوی کلروفیل *a* را داشتند. در تنش مرحله تورم سنبله جمعیت مرند بیشترین و جمعیت‌های مشگین‌شهر و هشترود کمترین محتوای کلروفیل *a* را داشتند. در محیط بدون تنش و تنش در مرحله تورم سنبله جمعیت‌های اهر و هوراند بالاترین میزان کلروفیل *b* را داشتند (جدول ۴). نتایج نشان داد که با افزایش شدت تنش خشکی میزان کلروفیل *a* و *b* در جمعیت‌ها کاهش یافته است. تنش خشکی موجب کاهش ۶۴ درصدی در میزان کلروفیل *b* در تنش مرحله تورم سنبله شد (جدول ۳). طبق مطالعات انجام شده تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار مقدار کلروفیل *a* در مراحل خوشه رفتن و ۲۰ روز پس از گل‌دهی در گندم شد، اما تأثیر آن بر مقدار کلروفیل *b* فقط در مراحل اولیه معنی‌دار بود. در تنش‌های شدید با وجود افزایش وزن مخصوص برگ، تخریب کلروفیل نیز افزایش یافت که به تلفات کلروفیل منجر شد (Ahmadi & Siocemardeh, 2004). کاهش مقادیر کلروفیل تحت تأثیر تنش خشکی، توسط Kauseri و همکاران (۲۰۰۶) گزارش شده است. آنها اعلام کردند که میزان کلروفیل *a* و *b* در بسیاری از گیاهان متأثر از خشکی بوده و می‌تواند به‌عنوان یکی از شاخص‌های تحمل به خشکی مورد توجه قرار گیرد. در گیاه *A. tauschii* تأثیر تنش خشکی موجب کاهش ۴۷ درصدی در F_V/F_M و ۲۵ درصدی در محتوی کلروفیل گردید (Gautam *et al.*, 2011). همچنین کاهش قابل ملاحظه‌ای در محتوای کلروفیل و کارتنوئید برگ در گونه‌های هگزاپلوئید و دیپلوئید گندم در مواجهه با خشکی گزارش شده است (Liu *et al.*, 2006).

میزان کارتنوئید برگ در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط بدون تنش کاهش یافت (جدول ۳)، به‌طوری که بیشترین کاهش (۲۷ درصد) در تنش مرحله تورم سنبله مشاهده شد. در محیط بدون تنش و تنش مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله بیشترین محتوای کاروتنوئید در جمعیت‌های مرند، نمین و هوراند و کمترین محتوای کاروتنوئید در جمعیت هشترود مشاهده شد (جدول ۴). در تنش مرحله تورم سنبله جمعیت‌های نمین، هوراند و کرج بیشترین و جمعیت هشترود کمترین محتوای کاروتنوئید برگ را داشتند (جدول ۴). خشکی سبب کاهش محتوای رنگیزه‌های سلول‌های گیاهی (کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها) می‌شود (Heidari Sharif-Abad, 2000). کاروتنوئیدها نقش حفاظتی در مقابل تنش اکسیداتیو دارند و در

سمیت‌زدایی از کلروفیل نقش داشته و باعث کاهش اثرات سمی رادیکال‌های آزاد می‌شوند (Sanitata & Gabbriella, 1999). گونه‌هایی که بتوانند محتوی کاروتنوئید بیشتری داشته باشند، در مقابل گونه‌های اکسیژن فعال، دفاع موفق‌تری داشته و در شرایط تنش کمبود آب تحمل بیشتری از خود نشان می‌دهند (Noctor & Foyer, 1998). تنش خشکی به‌طور میانگین باعث کاهش ۳۱ درصدی در میزان کلروفیل برگ در گونه‌های اژیلوپس می‌شود (Gautam *et al.*, 2011).

محتوای رطوبت نسبی (RWC) به‌عنوان یکی از مهمترین شاخص‌های بیلان آبی گیاه، نقش مهمی در تنظیم هدایت روزنه و در نتیجه سرعت فتوسنتزی گیاه دارد (Mitchell *et al.*, 2001). طبق گزارش Paknejad و همکاران (۲۰۰۷) اولین تأثیر تنش خشکی، کاهش محتوای آب نسبی برگ و بسته شدن روزنه‌هاست که از طریق اختلال در سیستم ساخت مواد فتوسنتزی موجب کاهش میزان عملکرد می‌شود. وقوع تنش موجب کاهش ۲۶ درصدی در محتوای نسبی آب برگ در دو سطح تنش مورد مطالعه نسبت به شرایط بدون تنش گردید (جدول ۳). در محیط بدون تنش جمعیت هوراند بیشترین و جمعیت‌های مشکین‌شهر و هشترود کمترین RWC برگ را نشان دادند.

در تنش مرحله تورم سنبله، جمعیت ماکو بیشترین میزان RWC را داشت که با جمعیت‌های مرند و کرج اختلاف معنی‌داری نداشت (جدول ۴). جمعیت نمین بدون اختلاف معنی‌دار با جمعیت اهر کمترین میزان RWC را در این سطح از تنش داشت. در تنش مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله، جمعیت‌های ماکو، مرند و هوراند بیشترین و جمعیت‌های نمین و کرج بدون اختلاف معنی‌دار با جمعیت‌های مشکین‌شهر و هشترود کمترین میزان RWC را داشتند. بالا بودن میزان درصد محتوای آب نسبی در جمعیت‌های متحمل به تنش می‌تواند به‌دلیل وجود برخی عوامل کم‌کننده تلفات آب از طریق بستن روزنه‌ها و یا جذب بیشتر آب به‌وسیله گسترش ریشه باشد (Rashidi, *et. al.*, 2012; Ahmadi & Siosemardeh, 2005). در شرایط تنش خشکی گیاه روزنه‌های خود را می‌بندد و در نتیجه میزان دی‌اکسید کربن درون سلولی کاهش می‌یابد که منجر به افت میزان فشار آماس در اثر کاهش فتوسنتز و ساخت و ساز در برگ می‌شود (Vazan *et al.*, 2003). بنابراین، گیاه در طی روز با بسته نگاه‌داشتن روزنه‌ها، تا حدی محتوای نسبی آب برگ (RWC) را کنترل می‌نماید (Schlemmer *et al.*, 2005). گزارش شده است که تنش خشکی باعث کاهش محتوی آب نسبی و قابلیت آب در ژنوتیپ‌های گونه *A. biuncialis* می‌شود و این امر ممکن است به‌علت بسته‌شدن روزنه‌ها باشد (Molnar *et al.*, 2002).

از لحاظ میزان پرولین در سطح شاهد جمعیت‌های ماکو و هشترود کمترین مقدار را داشتند. در تنش مرحله تورم سنبله جمعیت اهر و در تنش مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله جمعیت مشگین شهر کمترین میزان تجمع پرولین را نشان دادند (جدول ۴). تجمع پرولین در تنش مرحله تورم سنبله افزایش ۲۸۶ درصدی و در تنش مرحله ۵۰٪ ظهور سنبله، افزایش ۶۲/۹ درصدی داشت (جدول ۳). تجمع پرولین آزاد یک پاسخ متداول به تنش در گیاهان عالی می‌باشد (Cecile, *et al.*, 1994). میزان هدایت روزنه‌ای در تنش مرحله تورم سنبله ۴۶ درصد و مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله در حدود ۵۵ درصد کاهش یافت (جدول ۳). در تنش مرحله تورم سنبله جمعیتهای ماکو، کرج و مشکین شهر بیشترین و جمعیت نمین کمترین هدایت روزنه‌ای را داشتند. در تنش مرحله ۵۰ درصد ظهور سنبله اکوتیپ‌های اهر، ماکو، مرند و هوراند بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای را داشتند (جدول ۴). خشکی محیط با تأثیر بر هدایت روزنه‌ای سبب کاهش آب درون بافتی برگ‌ها می‌شود. در دسترس بودن CO_2 در کلروپلاست، که عمدتاً توسط هدایت روزنه‌ای تنظیم می‌شود، به‌عنوان سیگنالی در پاسخ به کمبود آب برای تنظیم متابولیکی در برگ عمل می‌کند (Ahmadi & Siosemardeh, 2005).

روزنه‌های برگ نقش مهمی در زنده‌ماندن گیاهان در شرایط تنش ایفا می‌کنند. کاهش تعداد روزنه در اثر خشکی و بسته‌شدن آنها طی تنش خشکی منجر به کاهش تعرق و فتوسنتز می‌شود. راهکار آناتومیکی برگ‌ها برای کاهش تعرق، کاهش تعداد روزنه‌ها برای مقابله با تنش خشکی می‌باشد. تعداد روزنه در سطح رویی برگ به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر سطوح تنش کاهش یافت و در تنش در مرحله تورم سنبله کاهش ۲۳ درصدی نسبت به شاهد مشاهده شد (جدول ۳). بیشترین تعداد روزنه سطح رویی برگ در جمعیت‌های نمین و کرج و کمترین تعداد آن در جمعیت ماکو مشاهده شد. مقایسه میانگین سطوح مختلف تنش خشکی نیز نشان داد (جدول ۵) که با شدیدتر شدن سطوح

تنش، تعداد روزنه در سطح رویی برگ کاهش می‌یابد. بیشترین میزان این صفت در شرایط بدون تنش بود و با افزایش تنش خشکی از میزان آن کاسته شد.

در شرایط بدون تنش جمعیت‌های نمین و کرج بیشترین تعداد روزنه در سطح زیرین برگ و کمترین تعداد را جمعیت‌های اهر و هوراند داشتند که اختلاف معنی‌داری با جمعیت‌های مشگین‌شهر، ماکو و مرند نداشتند. در تنش مرحله تورم سنبله و مرحله ۵۰٪ ظهور سنبله، جمعیت‌های نمین و کرج بیشترین و هشترود کمترین تعداد روزنه سطح زیرین برگ را داشتند و بین سایر جمعیت‌ها اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۴). در تنش مرحله تورم سنبله بیشترین کاهش (۲۳ درصد) برای تعداد روزنه در سطح زیرین برگ مشاهده شد (جدول ۳). در شرایط تنش خشکی، تعداد روزنه در کلیه جمعیت‌ها و در هر دو سطح برگ کاهش نشان داد. نتیجه این تحقیق با گزارش (Fu & Huang, 2004) مبنی بر کاهش تعداد روزنه در اثر تنش خشکی همخوانی دارد. در شرایط تنش خشکی روزنه‌ها به‌منظور کاهش تلفات آب بسته می‌شوند، در نتیجه نسبت CO_2 به O_2 در برگ‌ها کاهش یافته و از تثبیت CO_2 ممانعت می‌شود (Brownlee, 2001).

در سطوح تنش فلورسانس حداکثر (F_M) کمتری نسبت به سطح بدون تنش وجود داشته، که این کاهش در شرایط خشکی نشان‌دهنده اکسیداسیون کمتر کوئینون آ است که باعث کاهش واکنش‌های فتوشیمیایی می‌شود. در شرایط تنش به‌علت ایجاد اختلال در مسیر انتقال الکترون و تخریب بافت‌های مرتبط با فتوسنتز، گیاه قادر به استفاده مطلوب از سوبسترا و انرژی نمی‌باشد. بسیاری از گزارش‌ها نشان داده است که کاهش میزان کلروفیل، هدایت روزنه‌ای و محتوای آب نسبی برگ در گیاه موجب کاهش فتوسنتز شده که در نهایت به کاهش عملکرد دانه منجر می‌گردد (Brenner & Cheikh, 1995; Liang *et al.*, 2002; Brevedan & Egli, 2003). بنابراین، اگر محتوای رطوبت نسبی گیاه، میزان کلروفیل برگ‌ها، تعداد روزنه‌ها و کاروتنوئید در حد مطلوب حفظ شود، تا حدود زیادی از اثرات تنش خشکی کاسته خواهد شد. در نتیجه گیاه قادر خواهد بود حتی در شرایط تنش خشکی نیز به‌خوبی رشد و نمو کرده و عملکرد مناسبی را تولید کند.

نتیجه‌گیری کلی

نظر به اهمیت آژیلوپس در اصلاح نباتات و تنوع وسیع این گونه در ایران می‌توان از جمعیت‌های متحمل به تنش برای انجام مطالعات ژنتیکی و مکان‌یابی ژن‌های کنترل کننده صفات مرتبط با تحمل به تنش خشکی استفاده کرد. بنابراین با جمع‌بندی نتایج به‌دست آمده از صفات مورد مطالعه در این پژوهش، جمعیت‌های هوراند، مرند و ماکو را می‌توان به‌عنوان جمعیت‌های متحمل به تنش خشکی برای تحقیقات فیزیولوژیکی مولکولی بعدی معرفی نمود.

منابع مورد استفاده

- Ahmadi, A. and Siocemardeh, A., 2004. Effect of drought stress on soluble carbohydrate, chlorophyll and Proline in four adopted wheat cultivars with various climate of Iran. Agricultural Science, 35: 753-763.
- Ahmadi, A. and Siosemardeh, A., 2005. Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance and non-stomatal limitations. Journal of Irannian Agriculture Science, 5: 807-811.
- Ali-Dib, T., Monneveux, P.H., Acevedo, J. and Nachil, M.M., 1994. Evaluation of proline analysis and chlorophyll fluorescence quenching measurements as drough tolerance indicators in durum wheat atmospheric CO2. Physiologia Plantarum, 115: 93-100.
- Arnon, A.N., 1967. Method of extraction of chloroophll in the plants. Agronomy Journal, 23:112-121.
- Bates, L. S. Waldren R.P., and Teare I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil, 39: 205-207.
- Behra, R.K., Mishra, P.C., and Choudhury, N.K., 2002. High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. Plant Physiology, 159: 967-973.
- Brenner, M.L. and Cheikh, N., 1995. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling. In: Davies, P. J., (Ed.). Plant Hormones. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. pp. 649-670.
- Brevedan, R.E. and Egli, D.B., 2003. Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence, and yield of soybean. Crop Science, 43: 2083-2088.
- Brownlee, C., 2001. The long and the short of stomatal of density signals. Trends in Plant Science, 6: 441- 442.
- Burce, J.A., 1991. Comparative responces of leaf conductance to humidity in single attached leaves, Journal of Experimental Botany, 32: 629-634.
- Cecile, B., Patrick, C., and Chavargieff, P., 1994. Light stress and oxidative cell damage in photoautotrophic cell suspension of *Euphorbia characias*. Plant Physiology, 106: 941-946.

– Mohammadian, R., Rahimian, H., Moghaddam, M. and Sadeghian, S.Y., 2003. Effect of early drought stress on sugar beets chlorophyll fluorescence. Pakistan Journal of Biological Science, 6:63-1769.
– Molnar, I., Gaspar, L., Stehli, L., Dulai, S., Sarvari, E., Kiraly, I., Galiba, G. and Molnar-Lang, M., 2002. The effects of drought stress on the photosynthetic processes of wheat and of *Aegilops biuncialis* genotypes originating from various habitats. Proceeding of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology. Acta Biologia, 46: 115-116.
– Monneveux, P., Mekkaoui, M.E, and Xu. X., 1990. Physiological basis of salt tolerance in wheat. Chlorophyll fluorescence as a new tool for screening tolerant genotypes in wheat breeding. prospects and future approaches.Varna. Bulgaria. 1-33.
– Noctor, G., and Foyer, C.H., 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. Plant Molecular Biology, 49: 249-279.
– Ober, E.S, Le-Bloa, M., Clark, C. J.A., Royal, A., and Jaggard, K.W., 2005. Evaluation of physiological traits as indirect selection criteria for drought tolerance in suger beet. Field Crops Research, 91: 231-249.
– Paknejad, F., Majidi heravan, E., Noor mohammadi, Q., Siyadat, A. and Vazan, S., 2007. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. American Journal of Biochemistry and Biotechnology, 5: 162-169.
– Rashidi, Sh., Shirani Rad, A.M., Ayene Band, A., Javidfar, F., and Lak, SH. 2012. Study of relationship between droughts stresses tolerances with some physiological parameters in canola genotypes (B. napus L.). Ann. Biol. Res, 3: 564-569.
– Rontein, D., Basset, G., and Hanson, A.D., 2002. Metabolic engineering of osmoprotectant accumulation in plants. Metabolite Engineering, 4:49-46.
– Sanitata, L., and Gabbriella, R., 1999. Response to Cd in higher plants–Review. Environment and Experimental Botany, 45: 105-130.
– Schlemmer, M.R., Francis, D.D., Shanahan, J.F., and Schepers, J.S., 2005. Remotely measuring chlorophyll content in corn leaves with differing nitrogen levels and relative water content. Agronomy Journal, 97:106-112.
– Schneider, A., and Molnar-Lang, M., 2008. Utilisation of *Aegilops* (goatgrass) species to widen the genetic diversity of cultivated wheat. Euphytica, 163:1-19.
– Shah, N.H., and Paulsen, G.M., 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. Plant and Soil, 257:219–226.
– Shir-Mard Kermanshahi, M., 2003. Effects of reduced irrigation stress on some morphological and physiological traits on Sofflowr cultivars. M.Sc. thesis, Islamic Azad Uneversiy, Karaj Branch.
– Van Slageren, M.W., 1994. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (jaub. and Spach) Eig (*poaceae*). Wageningen Agricultural University. Wageningen, the Netherland, pp: 94-107.
– Cornic, G., 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture not by affecting ATP synthesis. Trends in Plant Science, 5: 187–188.
– Dulai, S., Molnar, I., Pronay, J., Csernak, A., Tarnai, R., and Molnár-Láng, M., 2006. Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originating from dry habitats. Acta Biologica Szegediensis, 50:11–17.
– Fendina, I.S., Tsonev, T. and Guleva, E.L., 1993. The effect of pretreatment with praline on the responses of (*Pisum sativum* L.) to salt stress. Photosynthetica, 29:521-527.
– Fracheboud, Y., 2006. Using chlorophyll fluorescence to study photosynthesis. Institute of Plant Sciences ETH, Universitatstrass, CH-8092 Zurich.
– Fu, J. and Huang, B., 2004. Leaf characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars. Acta Horticulture, 661:233 – 239.
– Gautam, P.P., Fritz, A.K., Kirkham, M.B. K., and Gill, B., 2011. Response of *Aegilops* species to drought stress during reproductive stages of development. Fundamental for Life. Soil, Crop & Environmental Sciences. Internatinal Annual Meetings. 16-19.
– Hardon, J. J., Vosman, B., and Van Hintum, T.J.L., 1994. Identifying genetic resources and their ordination: The capabilities and limitations of modern biochemical and legal systems. Background Study Paper No. 4. FAO, Roma, 20p.
– Hassan, I.A., 2006. Effects of water stress and high temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Triticum aestivum* L. Photosynthetica, 44: 312-315.
– Heidari Sharif-Abad, H., 2000. Plants, aridity, and drought. Research Institute of Forests and Rangelans, Tehran, Iran, 200p.
– Kauseri, R.H., Athar, U.R., and Ashraf, M., 2006. Chlorophyll fluorescence: A Potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in Canola. Pakistan Journal of Botany, 38: 1501-1509.
– Liang, Z., Zhang, F., Shao, M., and Zhang, J., 2002. The relations of stomatal conuctance, water consumption, growth rate to leaf water potential during soil drying and rewatering cycle of wheat (*Triticum aestivum* L.). Botanical Bulletin of Academia Sinica, 43: 187-192.
– Liu, W.J., Yuan, S., Zhang, N.H., Lei, T., Duan, H.G., Liang, H.G., and Lin, H.H., 2006. Effect of water stress on photosystem II in two wheat cultivars. Biologia Plantarum, 50:597–602.
– Lu, Q. and Zhang, J. 1998. Photosynthesis and chlorophyll a fluorescence during flag leaf senescence of field-grown wheat plants. Journal of Plant Physiology, 149: 164-178
– Maxwell, K., and Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. Experimental Botany, 51: 659–668.
– Mitchell, R. A., Mitchell, V.J. and Lawlor, D.W., 2001. Response of wheat canopy CO_2 and water gasexchange to soil water content under ambient and elevated CO_2. Global Change Biology, 7: 599-611.

– Vazan, S., Ranji, Z., Hooshdar, M., Qalavand, A., and SaneiiShariat Panahi, M., 2003. Effect of drought stress on ABA accumulation and leaf stomata conductivity in suger beet. Iranian Journal of Crop Science, 4:152-161.
– Wang, G., Miyashita, N.T., and Tsunewaki, K., 1997. Plasmon analysses of *Triticum* (wheat) and *Aegilops*: PCR-single-strand conformational polymorphism (PCR-SSCR) analyses of organellar DNAs. Proceeding of National Academy Sciences of the USA, 94: 570-577.
– Yang, Y., Liu, Q., Han, C., Qiao, Y. Z., Yao, X.Q. and Yin, H. J., 2007. Influence of water stress and low irradiance on morphological and physiological characteristics of *Picea asperata* seedlings. Photosyntetica, 45 (4): 613-619.
– Zhao, G. Q., Ma, B. L. and Ren, C. Z., 2007. Growth, Gas Exchange, chlorophyll fluorescence, and ion content of naked oat in response to Salinity. Crop Science, 41: 123-13.

Evaluation of drought stress tolerance in several populations of *Aegilops triuncialis* based on some physiological characteristics

Z. Taghipour[1], R. Asghari Zakaria[2*], N. Zare[3] and P. Shaikh Zadeh[3]

1- M.Sc. Student of plant breeding, College of Agricultural Science, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, I.R. Iran.
2*- Corresponding Author, Assoc. Prof., College of Agricultural Science, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, I.R. Iran Email: r-asghari@uma.ac.ir
3- Assist. Prof., College of Agricultural Science, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, I.R. Iran.

Received: 01.08. 2013 Accepted: 28.05. 2014

Abstract

For evaluation of some physiological characteristics in several populations of *Aegilops triuncialis* under drought stress, a factorial experiment was conducted based on completely randomized design with three replications at Mohaghegh Ardabili University during 2011 under greenhouse conditions. Three moisture regimes as levels of the first factor were full irrigation, irrigation until booting stage and irrigation until 50% heading, and 8 different populations of *A. triuncialis* considered as levels of the second factor. Components of chlorophyll fluorescence (F_M, F_V/F_M) and number of stomata decreased with increasing severity of drought stress. There was a marked decrease in leaf chlorophyll and carotenoid content under drought stress condition particularly at booting stage. Drought stress also reduced 26% of leaf relative water content at both levels of stresses, as compared with non-stress conditions. Stomatal conductance decreased 46% and 55% in drought stress at booting and heading stages, respectively, but proline content increased. Under drought stress at heading stage, Hurand, Maku and Marand populations in terms of leaf relative water content were relatively superior to other populations and these populations could be considered as drought tolerant populations for future research.

Key words: *Aegilops*, Drought stress, Fluorescence chlorophyll, Proline, Relative water content, Stomata number