

رابطه بین کربوهیدرات‌های محلول و پرولین با تنظیم اسمزی و نقش تنظیم اسمزی در عملکرد گندم تحت شرایط تنش خشکی

شورانگیز جوانمردی*، رضا فتوت و جلال صبا^۱

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۱/۱۹؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۳/۳)

چکیده

تنظیم اسمزی به عنوان یک مکانیسم مهم تحمل به تنش خشکی در گیاهان عمل می‌کند. تجمع اسمولیت‌ها به حفظ تورژسانس سلولی و فرایندهای وابسته به آن کمک می‌کند و رشد، عملکرد و زنده مانی گیاهان در خاک‌های شور یا خشک را تحت تأثیر قرار می‌دهد. با این حال اساس فیزیولوژیکی تنظیم اسمزی و نقش آن در عملکرد گندم کمتر بررسی می‌شود. در این تحقیق اثر تنظیم اسمزی و اجزای آن بر عملکرد تک بوته‌های گندم نان در یک آزمایش گلدانی تحت تنش خشکی مورد بررسی قرار گرفت. ده لاین گندم نان در گلدان‌هایی تحت سطوح مختلف آبیاری در قالب طرح اسپلیت پلات رشد یافتند. در طی مرحله پر شدن دانه، محتوای قند برگ، محتوای پرولین و تنظیم اسمزی با نمونه‌گیری از برگ پرچم تحت شرایط نرمال و تنش اندازه‌گیری شد. از ساقه اصلی گیاه برای اندازه‌گیری محتوای قند استفاده شد. اگر چه لاین‌ها از نظر تنظیم اسمزی با یکدیگر تفاوت داشتند، اما رابطه‌ای بین عملکرد با تنظیم اسمزی دیده نشد. عدم وجود رابطه بین تنظیم اسمزی و محتوای پرولین و قندها نشان می‌دهد که این ترکیبات احتمالاً سهم کمی در تنظیم اسمزی گندم داشته و مطالعات تکمیلی در این رابطه باید صورت گیرد.

واژه‌های کلیدی: تنظیم اسمزی، تنش خشکی، گندم، میزان قند، محتوای پرولین

۱. به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استادیاران زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: javanmardi.sara@gmail.com

مقدمه

ترکیبات در شرایط بدون تنش باشد (۲۸ و ۲۹). تجمع پرولین در گیاهان تحت تنش‌های غیر زیستی به واسطه سنتز پرولین و غیر فعال شدن تخریب آن است. پرولین در گیاهان از مسیر احتمالی اسید گلوتامیک یا اورنیتین ساخته می‌شود. در شرایط تنش اسمزی و محدودیت نیتروژن مسیر اسید گلوتامیک و در شرایط نیتروژن فراوان مسیر اورنیتین فعال می‌شود.

گیاهان از راه‌کارهای مبتنی بر قندها نیز برای تنظیم اسمزی استفاده می‌کنند (۵). در برخی گونه‌های گیاهی، کربوهیدرات‌ها (مثل فروکتان و ساکارز)، پولیول‌ها (Polyols) (قندهای الکلی یا اشکال احیا شده قندهای الدوز و کتوز) در پاسخ به تنش خشکی در برگ تجمع می‌یابند (۲۵). مانیتول و سوربیتول فراوان‌ترین ترکیبات پولیولی در گیاهان هستند و تجمع این دو ماده تحت تنش خشکی در بعضی از گونه‌های گیاهی تا ۸۰ درصد تنظیم اسمزی را توجیه می‌کند (۱۷). مانز و همکاران (۲۲) سهم قندها را در تنظیم اسمزی گیاهان مهم و قابل توجه ارزیابی کردند.

با وجود اهمیت تنظیم اسمزی در مقاومت به تنش خشکی، سودمندی آن در تولید محصول بیشتر در مناطق خشک از نظر برخی محققین مورد تردید قرار گرفته است (۲۱ و ۳۰). هدف از این تحقیق، مطالعه اهمیت تنظیم اسمزی در افزایش عملکرد گندم و بررسی ارتباط بین تنظیم اسمزی و میزان پرولین و قند گیاه تحت شرایط تنش کم آبی است.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال ۱۳۸۷-۱۳۸۶ در قالب یک آزمایش گلخانه‌ای در دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان به صورت اسپلینت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار اجرا گردید. تعداد ۳۰ بذر در گلدان‌های بزرگ به قطر ۲۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۶۰ سانتی‌متر کشت شدند. فاکتور اصلی میزان آب در دو سطح آبیاری معمولی و نرمال (شاهد) و تنش کم آبی بود و فاکتور فرعی را ده لاین گندم تشکیل داد که در آزمایش‌های قبلی اختلاف آنها از لحاظ تنظیم اسمزی مشاهده

اصلاح برای مقاومت به خشکی و افزایش عملکرد گندم در مناطق خشک با مشکلات بسیاری روبه‌رو بوده است. بخش عمده این مشکلات به پیچیدگی مکانیسم‌های مقاومت، کمی بودن صفت عملکرد و وراثت‌پذیری پایین آن و نیز اثر متقابل ژنوتیپ × محیط ارتباط دارد (۹). در سال‌های اخیر شناخت دقیق و کامل صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک که موجب ایجاد مقاومت به خشکی در گندم می‌شود، مورد توجه فراوانی قرار گرفته است (۳۴). مطالعه واکنش‌های فوق در گیاهان زراعی از جمله گندم تحت شرایط تنش خشکی می‌تواند به شناسایی مکانیسم‌های مؤثر در مقاومت به خشکی کمک کند. تنش خشکی در حقیقت کاهش پتانسیل آب خاک است. در چنین شرایطی گیاه به منظور ادامه جذب آب، از طریق تجمع ترکیبات اسمزی از جمله کربوهیدرات‌های محلول و پرولین، پتانسیل اسمزی خود را کاهش می‌دهد و به عبارت دیگر تنظیم اسمزی (Osmotic adjustment) (OA) صورت می‌گیرد (۲۴). در فرآیند تنظیم اسمزی، تورژانس سلولی و فرآیندهای وابسته به آن تحت شرایط کمبود آب ادامه می‌یابد. از این رو تنظیم اسمزی به توسعه سلولی و رشد گیاه در تنش خشکی کمک می‌کند (۲۶). مورگان (۲۰) نشان داد که بین ژنوتیپ‌های مختلف گندم از نظر تنظیم اسمزی تفاوت وجود دارد و این مکانیسم در گندم و برنج بسیار مهم‌تر از ذرت است. با این وجود تا کنون نتایج قاطعی که نشان‌دهنده نقش مثبت و پایدار تنظیم اسمزی در شرایط مزرعه باشد، به دست نیامده است (۲۷).

یکی از اولین ترکیبات مورد مطالعه در حفظ پتانسیل اسمزی سلول، اسید آمینه پرولین است. تجمع پرولین تحت تنش‌های غیر زیستی در تعداد زیادی از گونه‌های گیاهی، هم‌بستگی بالایی با تحمل به این تنش‌ها داشته و نقش فعالی را در تنظیم اسمزی سلول دارد (۱۶). افزایش میزان پرولین در اثر تنش خشکی در گندم دوروم (۶) و یونجه (۱۴) گزارش شده است. مقدار کم پرولین در گیاهان آبیاری شده می‌تواند در نتیجه ترکیب اکسیژن با آن و تبدیل به گلوتامیک اسید و دیگر

آمده به مدت ۸ دقیقه درون حمام آب °C ۸۰ قرار گرفت و پس از اتمام این زمان سریعاً در آب سرد گذاشته شد. برای محلول استاندارد نیز از اینولین استفاده شد. با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۲۰ نانومتر غلظت قندهای محلول در برگ و ساقه قرائت شد.

محتوای نسبی آب برگ پرچم (RWC) نیز از روش بار و همکاران (۷) طبق فرمول زیر محاسبه شد:

$$RWC \% = [(FW - DW) / (TW - DW)] \times 100 \quad [1]$$

که در آن FW وزن تر، DW وزن خشک و TW وزن تورژسانس برگ پرچم است. برای اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی از هر گلدان ۳ برگ پرچم نمونه‌برداری شده و در °C ۲۰- نگه‌داری شد. نمونه‌ها بعد از خرد شدن در ازت مایع با °C ۱۲۰۰۰ دور به مدت ۵ دقیقه سانتریفیوژ شده و عصاره حاصل با کاغذ واتمن ۳ جذب و در محفظه اتاچک (C-52) دستگاه میکرو ولت‌متر (HR-33T, WESCOR, USA) قرار گرفت. آنگاه نتایج حاصل برحسب میکرو ولت (μvolts) طبق فرمول زیر به پتانسیل اسمزی بر حسب MPa تبدیل شد:

$$OP (MPa) = \text{reading} (\mu\text{volts}) / -7.5 \mu\text{volts MPa}^{-1} \quad [2]$$

تنظیم اسمزی بر اساس روش معین‌الدین و همکاران از اختلاف پتانسیل اسمزی گیاهان نرمال و گیاهان تحت تنش محاسبه گردید (۱۹). مقایسه میانگین‌ها با روش دانکن در سطح احتمال ۵٪ انجام شده و کلیه محاسبات آماری با نرم‌افزار MSTATC انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس صفات فیزیولوژیک مورد مطالعه و عملکرد نشان داد که میزان آبیاری روی صفات محتوای پرولین، میزان قند برگ و پدانکل معنی‌دار بوده است که بیانگر کافی بودن مقدار تنش اعمال شده برای انجام ارزیابی‌های مورد نظر می‌باشد (جدول ۱). لاین‌ها در کلیه صفات با هم اختلاف معنی‌دار داشتند و اثر متقابل سطوح آبیاری × لاین نیز برای تمامی صفات معنی‌دار بود. با مقایسه میانگین‌ها (جدول ۲)

شده بود. بعد از سبز کردن، تعداد بوته‌ها در هر گلدان به ۱۸ عدد کاهش یافت. آبیاری تا مرحله ظهور برگ پرچم در کلیه گلدان‌ها یکسان بوده و بعد از این مرحله تنش خشکی به صورت ۵۰٪ ظرفیت زراعی (FC) آب به صورت توزین روزانه گلدان‌ها با ترازو اعمال گردید. در مرحله پر شدن دانه، برای اندازه‌گیری صفت پرولین از روش بیتز و همکاران استفاده شد (۸). به منظور اندازه‌گیری پرولین ۱/۰ گرم از نمونه‌های تر برگ پرچم در ۱۰ میلی لیتر اسید سولفوسالسیلیک ۳٪ به وسیله هاون هموژن شده و عصاره حاصل در سانتریفیوژ ۵۰۰۰ دور به مدت ۱۵ دقیقه در دمای °C ۴ سانتریفیوژ شدند تا مواد اضافی از محلول جدا شوند. به ۲ میلی لیتر از عصاره صاف شده فوق ۲ میلی لیتر اسید استیک و ۲ میلی لیتر ناین هیدرین (شامل: ۲۵/۱ گرم ناین هیدرین، ۳۰ میلی لیتر اسید استیک و ۲۰ میلی لیتر اسید فسفریک ۶ مولار) اضافه شد. محلول حاصل به مدت یک ساعت در حمام بن ماری و در دمای °C ۱۰۰ قرار داده شد، پس از آن برای پایان یافتن واکنش لوله‌های آزمایش در داخل بستر یخی قرار گرفتند و ۷ میلی لیتر تولوئن به هر لوله اضافه شد. غلظت پرولین نمونه‌ها با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر (Spectrophotometer, Model: V-530, JASCO, Japan) در طول موج ۵۲۰ نانومتر قرائت شد. هم زمان اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول ساقه و برگ، بر اساس روش هابر و همکاران (۱۳) انجام شد. نمونه‌گیری برای این صفت از برگ پرچم در مرحله پر شدن دانه و ساقه در ۵۰٪ گل‌دهی انجام شد و پس از انتقال به آزمایشگاه در °C ۸۰ به مدت ۴۸ ساعت قرار گرفت. روی ۱ گرم از نمونه‌های خشک شده، ۵ میلی لیتر آب مقطر ریخته شد و به مدت یک ساعت در حمام آب گرم در دمای °C ۹۰ قرار داده شد و پس از آن در سانتریفیوژ ۵۰۰۰ دور به مدت ۱۵ دقیقه قرار داده شد تا مواد اضافی شود. روی ۵ میلی لیتر از محلول بالا ۹۵ میلی لیتر آب مقطر و ۲ میلی لیتر اسید الکلیک ریزورسینول ۱/۰٪ شامل: ۵/۰ گرم ریزورسینول، ۳۰۰ میلی لیتر الکل اتانل خالص و ۱۰۰ میلی لیتر اسید کلریدریک غلیظ) اضافه شد. محلول به دست

جدول ۱. میانگین مربعات صفات مورد بررسی در لاین‌های گندم

منابع تغییر	تکرار	میانگین مربعات					
		عملکرد تک بوته	محتوای آب نسبی	محتوای پرولین	محتوای قند برگ	میزان قند پدانکل	میزان قند میانگرمه میانی
بلوک	۲	۰/۰۷۳	۱/۳۵۹	۵۳/۹۱۴	۰/۰۰۴	۶۷۳/۴۹۲	۵۲/۶۶۲
سطح آبیاری	۱	۲۱۱/۴۸**	۲۱۵۶/۸۹**	۱۱۰۲/۲*	۰/۵۸۷*	۴۲۵۶۹/۶*	۵۷۲/۲۵۷
اشتباه آزمایشی ۱	۲	۱/۳۷۵	۰/۵۱۵	۳۱/۱۳۳	۰/۰۰۱	۱۰۲۲/۹۷۴	۱۲۱۵/۰۴۹
لاین	۹	۱/۶۱*	۴۲/۰۰۹**	۷۷/۵۷۱**	۰/۲۷۸**	۴۵۵۵۲/۱*	۲۰۸۶/۶**
اثر متقابل	۹	۱/۶۹*	۱۸/۹۳۹**	۹۹/۰۴۲**	۰/۲۶۳**	۲۱۷۰۲/۹**	۱۵۶۲۴/۹**
اشتباه آزمایشی ۲	۳۶	۰/۶۵۳	۱/۵۰۳	۱۸/۶۳۸	۰/۰۰۲	۵۳۴/۸۲۱	۵۷۴/۲۲

* و **: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

جدول ۲. مقایسات میانگین صفات مورد بررسی با استفاده از آزمون دانکن سطح ۵٪ در شرایط نش

سیمیت	تک بوته (گرم)	محتوای آب نسبی (درصد)	پرولین (میلی گرم/گرم تر)	قند برگ (میلی گرم/گرم وزن خشک)	قند پدانکل (میلی گرم/گرم وزن خشک)	قند میانگرمه میانی (میلی گرم/گرم وزن خشک)	قند میانگرمه پایینی (میلی گرم/گرم وزن خشک)	تنظیم اسمزی (مگاپاسکال)
سیمیت ۴	۱/۰۷۱ ^{cd}	۶۴/۴۳ ^{de}	۱۳/۱۴ ^{cd}	۹/۵۷ ^a	۲۱۵/۳ ^{bc}	۲۱۹/۸ ^{ab}	۲۷۳/۸ ^{cd}	۰/۳۷ ^{abcd}
سیمیت ۶	۱/۰۶۵ ^{cd}	۶۸/۸۷ ^b	۱۹/۰۷ ^{abc}	۶/۱۳ ^b	۲۷۰/۸ ^a	۲۳۷/۱ ^a	۳۹۱/۳ ^a	۰/۶۶ ^a
سیمیت ۱۴	۱/۲۵۴ ^{bcd}	۶۲/۹۷ ^c	۲۱/۶۶ ^{ab}	۱/۸۸ ^c	۲۰۱/۷ ^{bc}	۲۱۳/۳ ^{ab}	۲۷۵/۴ ^{cd}	۰/۵۵ ^{ab}
سیمیت ۱۵	۱/۸۳۶ ^a	۷۴/۸۴ ^a	۱۱/۵۹ ^{cd}	۴/۲۹ ^{cd}	۱۳۹/۳ ^{de}	۲۴۰/۳ ^a	۲۴۲/۳ ^d	۰/۲۲ ^{bcde}
شیراز	۱/۲۵۱ ^{bcd}	۶۷/۰۳ ^{bc}	۱۷/۰۳ ^{bc}	۳/۸۹ ^d	۱۷۷/۶ ^{cd}	۹۲/۶۷ ^d	۹۲/۳۸ ^f	۰/۰۲ ^c
دزفول ۱۲	۲/۱۶۳ ^{ab}	۶۷/۰۷ ^{bc}	۲۵/۵۷ ^a	۳/۵۱ ^d	۲۳۲/۷ ^{ab}	۱۸۵/۲ ^b	۲۹۹/۳ ^c	۰/۱۵۵ ^{cde}
دزفول ۱۱	۱/۹۴۱ ^{abc}	۶۴/۵۳ ^{de}	۱۱/۱۵ ^{cd}	۲/۷۷ ^{ef}	۹۹/۶ ^{ef}	۱۴۲/۱ ^c	۱۸۰/۴ ^e	۰/۰۸۸ ^{ed}
دزفول ۱۰	۰/۵۸۶ ^d	۶۴/۹۰ ^{cde}	۲۶/۰۱ ^a	۳/۸۳ ^d	۱۹۴/۵ ^{bc}	۲۰۲/۲ ^{ab}	۳۴۲/۳ ^b	۰/۶۸۸ ^a
دزفول ۱۶	۰/۶۰۹ ^d	۶۳/۶۰ ^{de}	۱۴/۲۶ ^{bcd}	۴/۷۷ ^c	۲۳۸/۴ ^{ab}	۱۹۷/۸ ^{ab}	۲۵۳/۰ ^d	۰/۵۱۱ ^{ab}
دزفول ۱۸	۱/۲۴۴ ^{bcd}	۶۵/۷۷ ^{cd}	۷/۵۶ ^d	۲/۱۱ ^{fg}	۸۰/۴۳ ^f	۲۳۴/۶ ^a	۱۷۰/۱ ^e	۰/۴۸۸ ^{abc}

میانگین‌های دارای حروف مشابه در یک ستون از لحاظ آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵٪ تفاوت معنی داری با یکدیگر ندارد.

همکاران (۱۲) اظهار داشتند که غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ در ۱۴ تا ۲۱ روز بعد از گل‌دهی بسته به رقم از ۱/۱ تا ۱۰/۴ درصد متغیر بوده و تنش خشکی نیز بسته به رقم ممکن است غلظت این ترکیبات را در برگ افزایش و یا کاهش دهد. مواد فتوسنتزی پس از تولید در برگ به طرف مقصدهای مواد فتوسنتزی (دانه) انتقال می‌یابند، بنابراین تجمع کربوهیدرات‌های محلول در برگ در مرحله پر شدن دانه، معرف عدم انتقال آنها به این مقصدها به واسطه پایین بودن ظرفیت مقصد (دانه) و عدم نیاز دانه به کربوهیدرات‌های محلول یا بالا بودن قدرت برگ در تولید این ترکیبات و یا نیاز به کربوهیدرات‌های محلول در تنظیم اسمزی برگ است (۱). بیشترین غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ تحت شرایط تنش در لاین سیمیت ۴- دیده می‌شود که عملکرد پایینی هم دارد. این امر ممکن است تا حدی در جهت تنظیم اسمزی و یا به واسطه نیاز کمتر به این ترکیبات در اثر ظرفیت کمتر تشکیل دانه تحت تنش خشکی باشد. افزایش میزان قند قسمت پدانکل و میانگرمه میانی در تنش خشکی نسبت به حالت نرمال دیده می‌شود، اما این تنش در قسمت میانگرمه پایینی باعث کاهش میزان قند شده است (جدول ۲). بر اساس گزارش برخی از محققین بین کربوهیدرات‌های محلول تجمع یافته و سیال بین میانگرمه‌ها اختلاف وجود دارد (۳۱ و ۳۵). هم‌چنین، پتانسیل تجمع مواد ذخیره‌ای ساقه و سیالیت آنها در گندم به طول و وزن مخصوص ساقه (طول ساقه/ وزن ساقه) بستگی دارد (۱۱).

محتوای آب نسبی تمام لاین‌ها تحت تنش خشکی کاهش یافت. بیشترین محتوای آب نسبی تحت شرایط تنش خشکی در لاین سیمیت ۱۵- دیده شد (جدول ۲). ارقام با محتوای آب نسبی بالا با بستن روزه‌های خود و تعرق کمتر در شرایط تنش خشکی و یا به لحاظ داشتن سیستم ریشه‌ای قوی‌تر می‌توانند آب را از اعماق خاک جذب کرده و به اندام‌های هوایی منتقل کنند و محتوای آب نسبی خود را در سطح بالایی حفظ کنند. در این تحقیق، هم‌بستگی محتوای آب نسبی با عملکرد در شرایط تنش مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۳). محتوای آب

می‌توان پی برد که تحت تنش خشکی به ترتیب لاین‌های سیمیت ۱۵-، دزفول ۱۲- و دزفول ۱۱- بیشترین عملکرد و لاین شیراز، دزفول ۱۸-، سیمیت ۱۴- عملکرد متوسط و لاین سیمیت ۴-، سیمیت ۶-، دزفول ۱۰- و دزفول ۱۶- عملکرد پایینی داشتند.

با توجه به این‌که تنظیم اسمزی از اختلاف پتانسیل اسمزی گیاهان نرمال و گیاهان تحت تنش محاسبه گردید، لذا منبع سطح آبیاری و اثر متقابل مربوطه در این صفت وجود ندارد.

تنش خشکی غلظت پرولین برگ را به طور معنی‌داری ($P < 0/05$) افزایش داد. کمترین غلظت پرولین در شرایط نرمال (داده‌ها نشان داده نشده است) مربوط به لاین دزفول ۱۶- و بیشترین آن در شرایط تنش مربوط به لاین دزفول ۱۰- بود (جدول ۲). افزایش غلظت پرولین تحت تنش ممکن است نشان‌دهنده نقش احتمالی این اسید آمینه در مقاومت به تنش خشکی باشد. با این حال لاین دزفول ۱۰- با وجود افزایش مقدار پرولین عملکرد کمی در شرایط تنش خشکی داشت و به عنوان لاین حساس در این آزمایش شناخته شد. لاین سیمیت ۱۵ و دزفول ۱۱- که به عنوان لاین مقاوم به خشکی این آزمایش شناخته شدند تجمع معنی‌دار پرولین را نشان ندادند، لذا نمود بهتر آنها در شرایط خشکی ممکن است به دلیل سایر مکانیسم‌های مقاومت به تنش باشد. کاو (۱۵) گزارش کرد که در برگ‌های بالغ تجزیه پروتئین‌ها باعث کاهش غلظت آنها و در نتیجه افزایش اسیدهای آمینه آزاد از جمله پرولین می‌شود. در این آزمایش نیز افزایش غلظت پرولین در لاین دزفول ۱۰- را می‌توان به تجزیه بیشتر پروتئین‌ها نسبت داده و حساسیت این لاین را به خشکی تفسیر کرد.

تنش خشکی باعث کاهش غلظت کربوهیدرات‌های محلول برگ شد. القای تنش خشکی در طولانی مدت باعث انتقال مجدد شده و به همین دلیل در شرایط تنش به علت کم بودن میزان کربن (بسته بودن روزه‌ها) محتوای قند در شرایط تنش کمتر شده است. اما دیده می‌شود که لاین سیمیت ۱۵- نسبت به حالت نرمال افزایش محتوای قند داشته است. حسین و

جدول ۳. ضرایب هم‌بستگی صفات فیزیولوژیک لاین‌های گندم در شرایط تنش

۸	۷	۶	۵	۴	۳	۲	۱	
							۱	۱: محتوای پرولین
						۱	۰/۲۲۷	۲: میزان قند برگ
					۱	۰/۲۱۱	۰/۲۰۹	۳: میزان قند پدانکل
			۱	۰/۷۲۳**	-۰/۱۳۳	۰/۱۹۱	۰/۳۷۰*	۴: میزان قند میانگره میانی
			۰/۶۶۸**	۰/۵۰۵**	-۰/۲۸۱	۰/۳۷۰*	۰/۳۷۰*	۵: میزان قند میانگره پایینی
		۱	۰/۱۶۳	۰/۰۹۳	۰/۰۸۷	۰/۰۰۱	-۱/۱۵۰	۶: محتوای آب نسبی
	۱	-۰/۱۸۰	۰/۴۲۸*	۰/۳۳۹	۰/۲۶۷	۰/۲۰۶	۰/۲۹۳	۷: تنظیم اسمزی
۱	-۰/۲۶۶	۰/۴۳۹*	۰/۰۹۲	۰/۰۹۸	۰/۱۷۸	-۰/۳۸۵*	-۰/۱۸۶	۸: عملکرد دانه

تضاد با عوامل مؤثر در عملکرد است (۳۰). تنظیم اسمزی تحمل به خشکی شدید را بهبود بخشیده و تنها به زنده ماندن گیاه کمک می‌کند و درچنین شرایطی عملکرد گندم آنقدر کم است که فایده اندکی برای تولیدکنندگان آن دارد (۳۰). بر اساس پیشنهاد برخی محققین تنظیم اسمزی طول مدت زنده‌مانی گیاه را در شرایط تنش شدید خشکی افزایش می‌دهد (۱۸ و ۳۳). در اغلب شرایط زراعی، زنده‌مانی گیاه خیلی مهم نیست چون عملکرد در تنش شدید خشکی به حدی کم است که اثرات مهم تنظیم اسمزی برای تولید کننده از جذابیت زیادی برخوردار نخواهد بود. در چنین محیطی حفظ تورژسانس در واکنش به خشک شدن خاک، تنها به وخیم شدن وضعیت می‌انجامد و حفظ هدایت روزه‌ای بالا و تورژسانس برگ تحت تأثیر تنظیم اسمزی، کاهش آب را تحمیل می‌کند، به نحوی که گیاه رشد نکرده و فقط به حیات خود ادامه می‌دهد. با توجه به جدول ۲ دیده می‌شود که لاین دزفول ۱۰ از عملکرد پایینی برخوردار است اما بیشترین تنظیم اسمزی را دارد، که با نظرات فوق مطابقت دارد. در این مطالعه لاین‌هایی با عملکرد بالا در شرایط تنش خشکی به احتمال زیاد با بستن روزه‌ها و یا سایر مکانیسم‌ها توانسته‌اند در برابر تنش خشکی مقاومت کنند. آزمایش‌های مزرعه‌ای که نشان دهنده ارتباط بین تنظیم اسمزی و عملکرد باشد، نتایج سودمندی را نشان نداده است.

نسبی به عنوان یکی از مهم‌ترین شاخص‌های گزینشی تحت شرایط تنش خشکی شناخته شده است. این صفت وراثت پذیری بالایی در گندم داشته و اندازه‌گیری آن نیز آسان است بنابراین به عنوان یک صفت فیزیولوژیک مهم در گزینش می‌تواند مورد استفاده قرار بگیرد (۴ و ۳۲).

با توجه به جدول ۲ ملاحظه می‌شود که لاین دزفول ۱۰ بیشترین تنظیم اسمزی و لاین شیراز کمترین تنظیم اسمزی را داشته است. با اینحال این صفت با عملکرد تک بوته هم‌بستگی ندارد (جدول ۳). در اکثر مطالعات انجام شده ارتباط مثبت بین تنظیم اسمزی و عملکرد محصولات زراعی تنها تحت تنش شدید خشکی به اثبات رسیده است. لادلو و همکاران (۱۸) رابطه مثبتی را بین ظرفیت تنظیم اسمزی بالا و عملکرد دانه در سورگوم و در کمبود آب بعد از گرده افشانی گزارش کردند. عملکرد بالا در این آزمایش عمدتاً به دلیل تعداد بیشتر و بزرگ‌تر دانه بود که در ارتباط با شاخص برداشت و شاخص توزیع بیشتر است. در این بررسی تنظیم اسمزی هیچ تأثیری بر ماده خشک در مرحله بلوغ نداشت. بنابراین تأثیر اصلی فیزیولوژیکی تنظیم اسمزی در سورگوم، احتمالاً به دلیل حفظ تورژسانس در پانیکول است که منجر به ادامه فعالیت متابولیکی پرشدن دانه شده و در نتیجه شاخص برداشت را افزایش می‌دهد. با این حال حفظ تورژسانس در سلول‌های سایر بافت‌ها ممکن است منجر به رفتارهایی در گیاه شود که دقیقاً در

پایینی ساقه با تنظیم اسمزی در حالت تنش مثبت و معنی‌دار است. به نظر برخی از پژوهشگران تخریب نشاسته می‌تواند سبب افزایش مونوساکاریدها شود (۱۰). افزایش قندهای محلول در گیاهان تحت تنش در برقراری آماس و جلوگیری از پلاسمولیز مؤثر است و رابطه‌ای مثبت و مهم بین تحرک قند در ساقه و تنظیم اسمزی وجود دارد (۲۲). قندها به لحاظ تأمین متابولیت α -کتوگلوکوتارات و تشدید بیوستنز اسید آمینه ضد تنش پرولین دارای اهمیت هستند (۱۴) و این امر به تنظیم اسمزی و حفاظت از پروتئین‌های غشا و برخی آنزیم‌های سیتوزولی در گیاه تحت تنش کمک می‌نماید. هم‌چنین به لحاظ تأمین بخشی از تولید انرژی ترکیب‌های نیتروژن‌دار در بالا بردن آستانه تحمل گیاه تحت تنش مؤثر هستند (۳).

هم‌بستگی پرولین با تنظیم اسمزی و عملکرد در شرایط تنش نیز معنی‌دار نبود (جدول ۳). اگر چه پرولین یکی از تنظیم‌کننده‌های پتانسیل اسمزی در تنش خشکی به شمار می‌رود ولی چون در بافت‌های گیاهان در اثر تنش‌های مختلف تولید می‌گردد پس شاخص مناسبی برای مقاومت به کمبود آب نمی‌تواند باشد (۲۳). هم‌چنین گزارش شده است که اختصاص کربن بیشتر در ساختار مواد آلی مؤثر در تنظیم اسمزی، هم‌چون پرولین می‌تواند باعث کاهش رشد نیز شود (۲). بنابراین سستز بیشتر پرولین در اثر افزایش خشکی ممکن است یکی از عوامل کاهنده رشد نیز باشد.

هم‌بستگی قندهای محلول در برگ در شرایط تنش با تنظیم اسمزی معنی‌دار نبود، اما با عملکرد هم‌بستگی منفی و معنی‌دار دارد (جدول ۳). در مطالعه حاضر، هم‌بستگی میزان قند میانگه

منابع مورد استفاده

۱. احمدی، ع. و ع. سی و سه مرده. ۱۳۸۳. اثر تنش خشکی بر کربوهیدرات‌های محلول، کلروفیل و پرولین در چهار رقم گندم سازگار با شرایط متفاوت اقلیمی ایران. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۵(۳): ۷۵۳-۷۶۳.
۲. بابائیان جلودار، ن. و م. ضیاء‌تبار احمدی. ۱۳۸۱. رشد گیاهان در اراضی شور و بایر (ترجمه). انتشارات دانشگاه مازنداران.
۳. رامک، پ.، ر. خاوری نژاد، ح. حیدری شریف آباد و م. رفیعی. ۱۳۸۳. اثر تنش کمبود آب بر هیدرات‌های کربن غیر ساختمانی در گونه‌های *Onobrychis radiata* و *Onobrychis viciifolia*. فصلنامه پژوهشی تحقیقات ژنتیک و اصلاح گیاهان مرتعی و جنگلی ایران (۳) ۱۲: ۳۱۷-۳۲۷.
۴. سی و سه مرده، ع.، ع. احمدی، ک. پوستینی و ح. ابراهیم زاده. ۱۳۸۳. عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای کنترل کننده فتوستتوز ارتباط آن با مقاومت به خشکی در ارقام گندم. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۵(۱): ۹۳-۱۰۶.
5. Anderson, C.M. and B. D. Kohorn. 2001. Inactivation of Arabidopsis SIP1 leads to reduced levels of sugars and drought tolerance, *J. Plant Physiol.* 158: 1215-1219.
6. Bajji, M., S. Lutts and J. M. Kinet. 2001. Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. *Plant Sci.* 160: 669-681.
7. Barr, H. D. and P. E. Weatherley. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15: 413-428.
8. Bates, I. S., R. P. Waldern and I. D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil* 39: 205-207.
9. de Vienne, D., A. S. Leonardi, C. Damerval and M. Zivy. 1999. Genetics of proteome variation for QTL characterization: application to drought-stress responses in maize. *J. Exp. Bot.* 50: 303-309.
10. During, H. 1992. Evidence for osmotic adjustment to drought in grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Vitis* 23: 1-10.
11. Ehdai, B., G. A. Alloush, M. A. Madore, and J. G. Waines. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Sci.* 46: 2093-2103.
12. Hossain, A. B. S., R. G. Sears, T. S. Cox and G. M. Paulses. 1990. Desiccation tolerance and its relationship to

- assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Sci.* 30: 622-627.
13. Huber, S. C. and D. W. Israel. 1982. Biochemical basis for partitioning of photosynthetically fixed carbon between starch and sucrose in soybean (*Glycine max Merr.*) leaves. *Plant Physiol.* 69: 691-696.
 14. Irigoyen J. J., U. W. Emerich and M. Sanchez-Diaz. 1992. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants, *Physiol. Plant.* 84: 55-60.
 15. Kao, C. H. 1981. Senescence of rice leaves. VI. Comparative study of the metabolic changes of senescing turgid and water-stressed excised leaves. *Plant and Cell Physiol.* 22: 683-685.
 16. Kuznetsov, V. I. and N. I. Shevyakova. 1999. Proline under stress: Biological role, metabolism and regulation. *Russ. J. Plant Physiol.* 46: 274-287.
 17. Lo Bianco, R., M. Rieger and S. J. S. Sung. 2000. Effect of drought on sorbitol and sucrose metabolism in sinks and sources of peach. *Physiol. Plant* 108:71-78.
 18. Ludlow, M.M. and R.C. Muchow. 1990. A critical evaluation of the traits for improving crop yields in water limited environments. *Adv. Agron.* 43:107-153.
 19. Moinuddin and Renu khanna- Chopra. 2004. Osmotic adjustment in chickpea in relation to seed yield and yield parameters. *Crop Sci.* 44: 449- 455.
 20. Morgan, J. M. 1995. Growth and yield of wheat lines with differing osmoregulative capacity at high soil water deficit in seasons of varying evaporative demand. *Field Crops Res.* 40: 143- 152.
 21. Munns, R. 1988. Why measure osmotic adjustment. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 717-726.
 22. Munns, R. and R. Weir. 1981. Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during mild water deficits at two light levels. *Aust. J. Plant Physiol.* 8: 93-105.
 23. Natali, S., C. Bignami and A. Fusari. 1991. Water consumption, photosynthesis, transpiration and leaf water potential in *Olea europaea* L. cv. "Frantoio" at different levels of available water. *Agric. Med.* 121: 205-212.
 24. Nayyar, H. 2003. Accumulation of osmolytes and osmotic adjustment in waterstressed wheat (*Triticum aestivum*) and maize (*Zea mays*) as affected by calcium and its antagonists. *Env. and Exp. Bot.* 50: 253-264.
 25. Noiraud, N., S. Delrot and R. Lemoine. 2000. The sucrose transporter of celery: identification and expression during salt stress. *Plant Physiol.* 122:1447-1456.
 26. Pessarkli, M. 1999. Hand book of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker Inc. Pub., New York.
 27. Quarrie, S. A., J. Stojanovic and S. Pekic. 1999. Improving drought resistance in small-grained cereals: A case study, progress and prospects. *Plant Growth Reg.* 29: 1-21.
 28. Stewart, C. R., S. F. Boggess, D. Aspinall and L. G. Paleg. 1977. Inhibition of free proline oxidation by water stress. *Plant Physiol.* 59: 1977. 930- 932.
 29. Sarker, A. M., M. S. Rahman and N. K. Paul. 1999. Effect of soil moisture on relative leaf water content, Chlorophyll, proline and sugar accumulation in wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 183: 225- 229.
 30. Serraj, R. and T. R. Sinclair. 2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant. Cell and Env.* 25: 333-341.
 31. Shakiba, M. R., B. Ehdaie, M. A. Madore and J. G. Waines. 1996. Contribution of internode reserves to grain yield in a tall and semidwarf spring wheat. *J. Genet. Breed.* 50: 91-100.
 32. Sinclair, T.R. and M. M. Lodlow. 1985. Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential for mature and immature leaves under field conditions. *Ann. Bot.* 42: 295-307.
 33. Sinclair, T. R. 2000. Model analysis of plant traits leading to prolonged crop survival during severe drought. *Field Crops Res.* 68: 211-217.
 34. Slafer, G. A., E. H. Satorre and F. H. Andrade. 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. PP. 1-68. *In: G. A. Slafer (Ed.), Genetic Improvement of Field Crops.* Marcel Dekker, New York.
 35. Wardlaw, I. F. and J. Willenbrink. 1994. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: The relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 255-271.