نشریه تولید گیاهان زراعی
جلد هشتم، شماره دوم، تابستان ۹٤
۱۱۷-۱۳۲
http://ejcp.gau.ac.ir

لوله‌ای شدن برگ گندم در شرایط تنش خشکی و تأثیر آن بر عملکرد و اجزای عملکرد

*طیبه جعفریان[۱] و علی‌اکبر مقصودی مود[۲]

[۱]دانشجوی دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشکده کشاورزی دانشگاه ایلام، [۲]عضو هیأت‌علمی گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید باهنر کرمان.

تاریخ دریافت: ۹۳/٤/۱۳ ؛ تاریخ پذیرش: ۹٤/٤/۱۳

چکیده

سابقه و هدف: لوله شدن برگ، به‌ویژه در غلات، مکانیسمی برای کاهش سطح برگ دریافت کننده نور روی برگ‌ها و در نتیجه کاهش میزان تابش وارده بر برگ، کاهش درجه حرارت آن و به دنبال آن کاهش تعرق گردد بدون اینکه در اثر کاهش سطح برگ یا کوچکتر شدن برگ ظرفیت فتوسنتزی آن کاهش یابد. در این تحقیق بررسی عکس‌العمل لوله شدن و رابطه آن با خصوصیات آناتومیکی برگ و تأثیر آن بر عملکرد و اجزا عملکرد چند رقم گندم ایرانی در شرایط تنش خشکی می‌باشد. در صورتی که از لحاظ این خصوصیات تنوع ژنتیکی وجود داشته باشد، نقش احتمالی آن‌ها در کاهش میزان تعرق در نهایت امکان اصلاح ارقام متحمل به تنش خشکی با استفاده از تغییر این صفات فراهم خواهد شد.

مواد و روش‌ها: به‌منظور بررسی اثر تنش خشکی بر لوله شدن وارتباط آن با خصوصیات آناتومیک برگ، عملکرد و اجزا عملکرد، آزمایشی در مزرعه دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید باهنر کرمان انجام گرفت. در این آزمایش پنج رقم گندم(شعله، امید، آذر۲، آزادی، شاه پسند) و دو سطح آبیاری (آبیاری مطلوب، تنش در مرحله رویشی) در یک طرح (کرت‌های خرد شده) اسپلیت پلات در قالب بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار مورد مقایسه قرار گرفتند. نمونه‌برداری جهت اندازه‌گیری درجه لوله شدن برگ، سطح ویژه و ضخامت برگ، مساحت و تعداد سلول بالیفورم در زمان ظهور سنبله انجام گرفت. اندازه‌گیری پارامترهای آناتومیک توسط نرم‌افزار Scion Image و تجزیه‌های آماری با نرم‌افزار SAS و MSTAT-C، میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون حداقل اختلاف معنی دار با یکدیگر مقایسه شدند.

*نویسنده مسئول: j.taiebeh@yahoo.com

یافته‌ها: نتایج نشان داد که در شرایط تنش خشکی مساحت و تعداد سلول‌های بالیفورم (بادکنکی)، ضخامت برگ، سطح ویژه برگ، عملکرد دانه، تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه کاهش یافت در حالی که میزان لوله شدن برگ افزایش یافت. همبستگی منفی و معنی‌داری بین میزان لوله شدن برگ با عملکرد دانه و تعداد سنبله در واحد سطح مشاهده شد. بیشترین مقدار لوله‌ای شدن برگ در رقم شاه پسند بود که همراه با کاهش تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه آن نسبت به سایر ارقام شد. در عین حال در رقم آذر ۲ با وجود لوله‌ای شدن برگ به دلیل عدم تأثیر منفی تنش خشکی بر سطح ویژه برگ و همچنین تأثیر کمتر اثرات نامطلوب تنش بر تعداد بذر در سنبله و تعداد سنبله در واحد سطح در این رقم نسبت به سایر ارقام، از عملکرد دانه بالاتری برخوردار بود.

نتیجه‌گیری: تنش خشکی باعث لوله شدن برگها و برخی از خصوصیات آناتومیک برگ گندم می‌شود. با در نظر گرفتن این که در شرایط تنش همبستگی منفی بین عملکرد دانه با لوله شدن برگ وجود دارد که در برخی ارقام قابل توجیه و در برخی دیگر قابل توجیه نیستند به نظر می‌رسد که بهتر است برای درک بهتر اثرات تغییرات آناتومیک و لوله شدن برگها بر عملکرد در شرایط خشک از لاین‌های ایزوژن استفاده نمود. کاربرد چنین خصوصیاتی در فرآیند گزینش و تحلیل نتایج آن‌ها می‌تواند موجب افزایش کارآیی گزینش ارقام متحمل‌تر شود.

واژه‌های کلیدی: سلول بالیفورم، سطح ویژه برگ، عملکرد دانه، ضخامت برگ، لوله شدن برگ.

مقدمه

برگ به عنوان مهمترین اندام گیاه در پاسخ به تغییر شرایط محیط اثرات تنش کمبود آب را در مقایسه با ساقه و ریشه با وضوح بیشتری منعکس می‌کند (۷). صفات مورفولوژیکی و آناتومیکی شامل لوله‌ای شدن برگ (۲۳)، تغییر اندازه سلول‌های بالیفورم (۳)، ضخامت برگ (۳۱)، سطح ویژه برگ (۱۱) تعداد سلول‌های اپیدرمی (۷) در سازگاری و به حداقل رساندن اثرات کمبود آب در زمان تنش خشکی به گیاه کمک می‌کنند.

سلول‌های بالیفورم[1] یا بادکنکی کشیده در گندم به تعداد ۳ تا ۷ ردیف در فواصل بین رگبرگی و در در ناحیه گود شده شیارهای برگی روی سلول‌های مزوفیلی است (۹). سلول‌های بالیفورم، سلول‌های بزرگ اپیدرمی هستند که باعث لوله شدن برگ در گونه‌های Graminea مانند گندم، برنج، ذرت و سورگم می‌شوند (١٤). اعتقاد بر این است که در اثر تنش آب فشار تورژسانس در سلول‌های بالیفورم کاهش یافته و در نتیجه این سلول‌ها منقبض شده و برگ‌ها لوله می‌شوند (۲). لوله شدن برگ در شرایط تنش کم آبی یک مکانیزم سازگار کننده جهت جلوگیری از بروز کمبود آب در بافت‌های گیاه به حساب می‌آید. این عکس‌العمل در کاهش میزان تعرق در شرایط کمبود آب قابل دسترس اهمیت داشته (۱) و به عنوان یک مکانیسم اجتناب کننده از خشکی عمل می‌کند. لوله شدن برگ‌ها باعث کاهش میزان تابش وارده بر برگ، کاهش درجه حرارت آن و به دنبال آن کاهش تعرق می‌گردد بدون اینکه در اثر کاهش سطح برگ یا کوچکتر شدن برگ ظرفیت فتوسنتزی آن کاهش یابد (۲۸).

در برنج ۱۲ موتان با برگ‌های پیچیده و نقشه ژنتیکی ژن‌های کنترل کننده آنها تاکنون بدست آمده است (۳۵). بین میزان لوله شدن با مقدار آب بافت‌های برگی و میزان بازشدگی روزنه‌ها همبستگی منفی مشاهده شده است به‌طوری‌که معلوم شده لوله شدن برگ میزان تعرق در برگ‌های برنج را کاهش می‌دهد(١٦). میزان لوله شدن برگ در ساعات مختلف روز متفاوت بوده و بیشترین میزان لوله شدن اندکی پیش از ظهر صورت می‌گیرد (١٦). اعتقاد بر این است که لوله شدن برگ در اثر کاهش میزان تورژسانس و عدم توانایی گیاه در ایجاد تنظیم اسمزی به وجود می‌آید و تاخیر در لوله شدن برگ نشانه توانایی گیاه در حفظ تورژسانس برگ و نشانه اجتناب از بروز پسابیدگی در برگ می‌باشد (۱۲).

1. Boliform

در میان صفات سازگار کننده گیاهی مرتبط با تنش خشکی تغییرات سطح برگ به عنوان یک معیار برای سنجش تحمل به خشکی اهمیت ویژه‌ای دارد. گسترش آغازه‌های برگ اولین فرآیندی است که معمولا تحت تأثیر تنش آب قرار می‌گیرد (٤). در مناطق خشک ایجاد برگ‌های کوچکتر و ضخیم‌تر از طریق کاهش سطح تبخیر تلفات آب را کاهش داده و به بهبود روابط آبی کمک می‌کنند (۱۹). ضخامت برگ نقش مهمی را در انجام وظایف برگ به عهده دارد. مقدار نور جذب شده و طول مسیر حرکت گاز CO_2 درون برگ (۲۹) به ضخامت آن بستگی دارد. با این وجود برگ‌های ضخیم‌تر دارای طول عمر و هزینه ساخت بیشتر هستند (۳۳). در لوبیا ضخامت برگ به عنوان شاخصی جهت انتخاب ارقام پر محصول مورد استفاده قرار گرفته است (۳٤). با این وجود مقدار نور جذب شده با افزایش ضخامت برگ به صورت خطی افزایش نمی‌یابد زیرا تعداد کمتری فوتون به لایه‌های اضافی مزوفیل می‌توانند نفوذ کنند (۳۲).

محققین انتخاب مناسب ارقام را معمولا ساده ترین راه بهبود عملکرد و بازده استفاده از آب در برنامه‌های اصلاحی می دانند (۲٦). محققین بسیاری کاهش عملکرد دانه گندم را در شرایط تنش خشکی گزارش کرده‌اند (۱۸، ۲۷). دلیل اصلی چنین واکنشی کاهش سرعت فتوسنتزی و پیر شدن سریع برگها (کاهش قدرت منبع) و کاهش قدرت مخزن عنوان شده است (۲۱). در پژوهش فیشر و مارر (۱۹۷۸) که تنش‌های خشکی اعمال شده مشابه با الگوی فصلی بارندگی مدیترانه‌ای بود، عملکرد دانه ارقام در شرایط تنش بین ۳۷ تا ۸٦ درصد کاهش نشان داد (۱۰). طبق اعلام شیلینگر (۲۰۰۵) از سه جزء اصلی عملکرد ، تعداد سنبله در واحد سطح و تعداد دانه در سنبله نقش اساسی تری در تعیین عملکرد ایفا نمود (۲٤). تعداد دانه در واحد سطح مهم ترین جزء مؤثر در تغییرات عملکرد دانه گندم، در واکنش به تغییرات شرایط محیطی، به ویژه بروز تنش در مرحله قبل از گرده افشانی است (۸). هدف از این تحقیق بررسی عکس‌العمل لوله شدن و رابطه آن با خصوصیات آناتومیکی برگ و تأثیر آن بر عملکرد و اجزا عملکرد چند رقم گندم ایرانی در شرایط تنش خشکی می باشد. در صورتی که از لحاظ این خصوصیات تنوع ژنتیکی وجود داشته باشد، نقش احتمالی آنها در کاهش میزان تعرق در نهایت امکان اصلاح ارقام متحمل به تنش خشکی با استفاده از تغییر این صفات فراهم خواهد شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال زراعی ۹۲- ۱۳۹۱ در مزرعه پژوهشی دانشگاه شهید باهنر کرمان در عرض جغرافیایی ۳۰ درجه و ۱۵ دقیقه، طول جغرافیایی ٥٦ درجه و ۵۸ دقیقه و ارتفاع ۱۷٥٤ متر از سطح دریا با بافت خاک لوم شنی، دارای pH=۷/۹ و هدایت الکتریکی ۲/۱۱ دسی زیمنس بر متر در عمق صفر تا ۳۰ سانتی متر خاک، به صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار در ارقام گندم شعله، امید، شاه‌پسند، آذر ۲ و آزادی اجرا گردید. تنش در دو سطح شامل شاهد با آبیاری مطلوب مطابق با نیاز آبی (بدون تنش) و تنش خشکی در مرحله رویشی (با قطع آبیاری در اواخر مرحله پنجه‌زنی) در کرت‌های اصلی و ارقام گندم در ۵ سطح در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. آبیاری از هنگام کاشت تا مرحله پنجه زنی برای هر دو محیط شاهد و خشکی به صورت یکسان، ولی پس از آن منبع تأمین رطوبت محیط تنش صرفاً بر اساس نزولات آسمانی بود و آ بیاری محیط شاهد بر اساس شرایط آب و هوایی منطقه و نیاز ظاهرگیاه (هر ۱۰ روزیک مرتبه) تا پایان دوره رشد انجام شد.

در هر کرت ٦ ردیف به طول ۲ متر (٤ ردیف وسط جهت نمونه برداری و ۲ ردیف حاشیه) گندم کشت شد. در مرحله داشت جهت مبارزه با علف‌های هرز دو بار وجین دستی صورت گرفت. نمونه‌گیری در زمان ظهور سنبله‌ها و از چهار ردیف وسط انجام شد. عملیات برداشت گندم در زمانی که کل مزرعه زرد شده و دانه‌ها در مرحله رسیدگی کامل (رطوبت دانه ١٦ درصد) بودند به‌صورت دستی انجام گرفت.

اندازه‌گیری درجه لوله شدن برگ: پس از رشد بوته‌ها در مرحله ظهور سنبله نمونه‌های برگی از برگ ما قبل آخر در هر گیاه در نظر گرفته شدند. جهت اندازه‌گیری درجه لوله شدن برگ ابتدا اندازه فاصله بین دو لبه کناری برگ در حالت انحنا یافته یا لوله شده (d_1) و سپس فاصله دو لبه در حالتی که برگ با فشار لبه خط کش باز شده بود (d_2) با دقت اندازه‌گیری شدند. درجه لوله شدن برگ (RI) از رابطه زیر محاسبه شد (۲۲):

$$RI = \frac{d_1 - d_2}{d_2}$$

سطح ویژه برگ (SLA): جهت اندازه‌گیری سطح ویژه برگ بعد از نمونه برداری، برگ‌ها توسط اسکنر با دقت ۳۰۰ نقطه در اینچ عکس‌برداری شدند. سپس توسط نرم‌افزار Scion Image مساحت

تصاویر برگ‌ها (LA) اندازه‌گیری شد. برگ‌ها سپس در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲٤ ساعت خشک و توزین شدند (W). با استفاده از فرمول زیر سطح ویژه برگ محاسبه گردید.

$$SLA = \frac{LA}{W}$$

ضخامت برگ: اندازه‌گیری ضخامت برگ با استفاده از روش پیکنومتری انجام شد. ابتدا یک پیکنومتر ۲۵ml خشک و تمیز توزین شد (P). سپس با آب مقطر پر و درپوش مربوطه که به شکل لوله مویینه است بسته شد. پس از خشک کردن جداره خارجی پیکنومتر با استفاده از حوله دوباره توزین گردید ($P+W_1$). پس از آن پیکنومتر کاملا خشک شده و پنج نمونه برگی به شکل دایره (با قطر ۵ mm) از قسمت وسط برگ‌ها بریده و داخل پیکنومتر قرار داده شد. مجموع پیکنومتر و نمونه‌ها دوباره توزین شدند ($P+S$). سپس مجددا آب به پیکنومتر حاوی نمونه‌های برگی اضافه شد تا حدی که به سطح لوله مویینه برسد. دقت کافی به عمل آمد که از تشکیل حباب در اطراف نمونه‌های برگی جلوگیری شود. در این حالت پیکنومتر دوباره توزین گردید ($P+S+W2$). با توجه به اینکه چگالی آب۲۵ درجه سانتی گراد برابر یک است. در نهایت حجم آب جابجا شد یا حجم نمونه (V) با استفاده از معادله زیر محاسبه شد.

$$V = ((P + W1) - (P) + (P + S) - (P + S + W2) = (W1 - W2)$$

سپس ضخامت برگ LT با استفاده از فرمول زیر محاسبه گردید (۳۰).

$$LT = \frac{V}{5\pi r^2}$$

که در آن V حجم نمونه، r شعاع دیسک و ۵ تعداد دیسک می‌باشند.

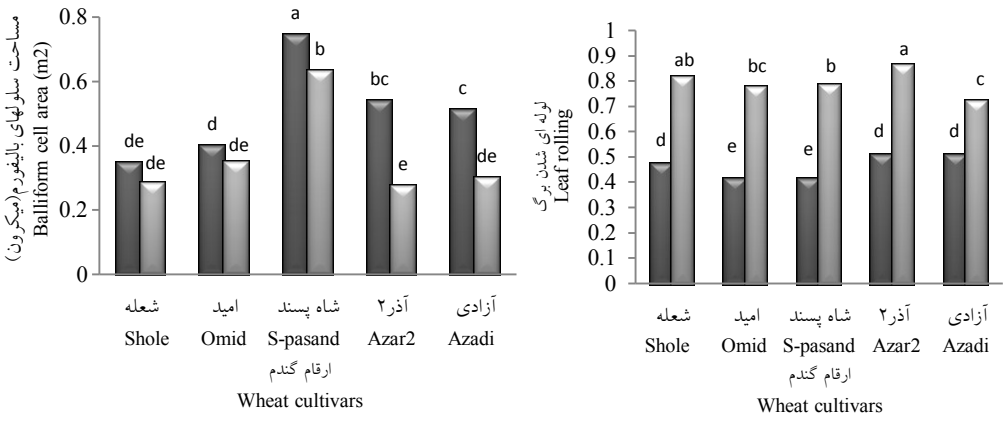
مساحت و تعداد سلول‌های بالیفورم: پس از رشد بوته‌ها در مرحله ظهور سنبله نمونه‌هایی از برگ ما قبل آخر در هر گیاه انتخاب گردید. ابتدا لایه‌ای نازک از لاک شفاف ناخن که با استون رقیق شده بود روی قسمت میانی سطح برگ کشیده و پس از خشک شدن و تشکیل تصویر اپیدرم برگ با جزییات دقیق آن روی لایه لاک با استفاده از نوار چسب، لایه خشک شده از روی برگ به روی لام انتقال داده شد. اسلایدهای حاصل جهت اندازه گیری مساحت و تعداد سلولهای بالیفورم مورد استفاده قرار گرفتند.

جهت اندازه‌گیری پارامترهای آناتومیک از میکروسکوپ نوری استفاده شد. از اسلایدها توسط میکروسکوپ نوری مجهز به دوربین با بزرگنمایی ٤۰ × شیئی و ۱۰ × چشمی تصویر تهیه شد. در هر تصویر به‌طور تصادفی ده نقطه جهت اندازه‌گیری انتخاب گردید. آنالیز تصاویر جهت اندازه‌گیری قطر

و مساحت سلول‌ها توسط نرم‌افزار Scion Image صورت گرفت. تجزیه‌های آماری با نرم افزار SAS و MSTAT-C، میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون حداقل اختلاف معنی دار با یکدیگر مقایسه شدند.

نتایج و بحث

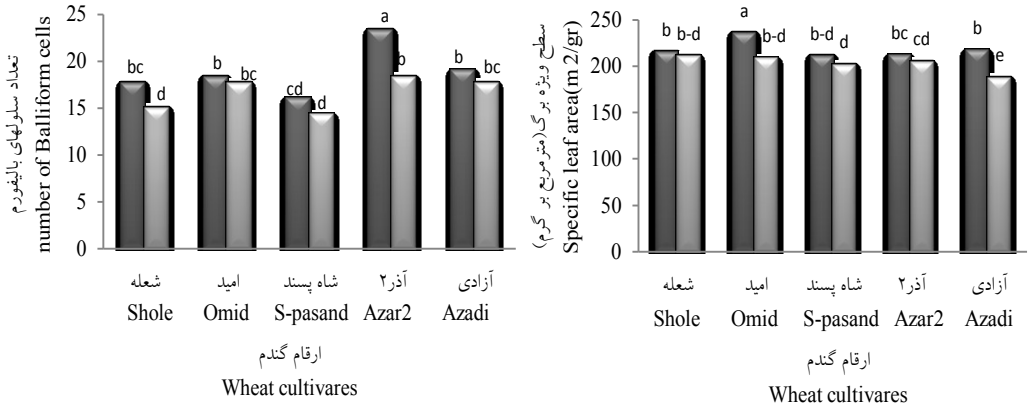
تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تنش خشکی و رقم و اثر متقابل تنش خشکی × رقم بر مساحت و تعداد سلول‌های بالیفورم، لوله شدن برگ، سطح ویژه برگ، تعداد سنبله و دانه در سنبله، و عملکرد دانه معنی‌دار بود در حالی که اثر متقابل تنش در رقم بر وزن هزار دانه و ضخامت برگ معنی‌دار نبود (جدول ۱). مساحت سلول‌های بالیفورم در ارقام شاه‌پسند، آذر۲ و آزادی تحت تأثیر تنش بطور معنی‌داری نسبت به شرایط عدم تنش کاهش یافت در حالی که تغییر مساحت این سلول‌ها در اثر تنش در ارقام امید و شعله اختلاف معنی‌داری با شاهد نداشت (شکل ۱).



شکل ۱. مقایسه میانگین مساحت سلول‌های بالیفورم و لوله شدن برگ ارقام گندم رشد یافته در شرایط تنش خشکی (خاکستری) و شاهد (سیاه). اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵ درصد معنی‌دار نیست.

Figure 1. Mean values of Balliform cells Area and leaf rolling of wheat cultivars grown under normal (black) and water stress (gray) conditions. In each case, Columns with the same alphabet letters are not significantly different at 5% level.

لوله شدن برگ‌های ارقام شعله، امید، شاه‌پسند، آذر ۲ و آزادی تحت تأثیر تنش به طور معنی‌داری نسبت به برگ‌های این ارقام در شرایط عدم تنش بیشتر بود (شکل ۱) و برگ‌های ارقام امید و آزادی در شرایط تنش نسبت به برگ‌های سایر ارقام با درجه کمتری لوله شده بودند در حالیکه برگ‌های ارقام شعله و آذر ۲ نسبت به سایر ارقام با درجه بیشتری لوله شده بودند. تنش بطور معنی‌داری باعث کاهش سلول‌های بالیفورم در ارقام شعله و آذر ۲ شد در حالی که کاهش تعداد سلول‌های بالیفورم در اثر تنش در سایر ارقام، بدون وجود اختلاف معنی‌داری در شرایط عدم تنش بود (شکل ۲). تنش بطور معنی‌داری باعث کاهش سطح ویژه برگ، نسبت به شرایط عدم تنش شد. در عین حال سطح ویژه برگ ارقام امید و آزادی به طور معنی‌داری تحت تأثیر تنش کاهش یافت در حالی‌که هیچ‌گونه تأثیر معنی‌داری بر سطح ویژه ارقام شعله، شاه‌پسند و آذر۲ نداشت (شکل۲).

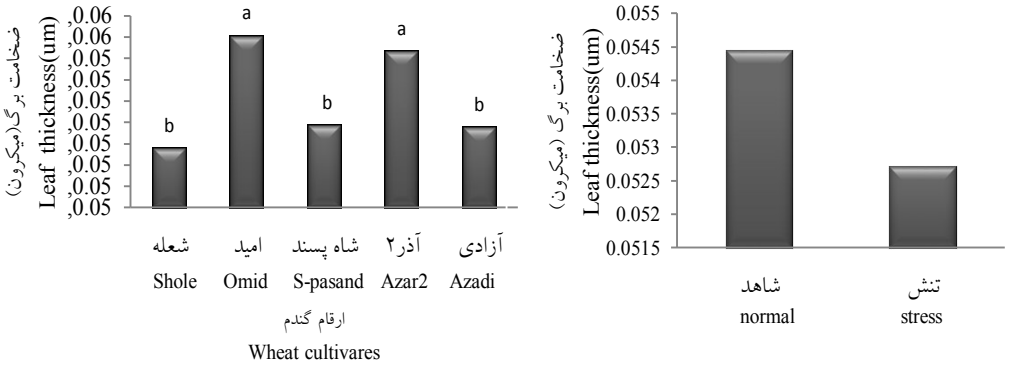


شکل ۲. مقایسه میانگین تعداد سلول‌های بالیفورم و سطح ویژه برگ ارقام گندم رشد یافته در شرایط تنش خشکی (خاکستری) و شاهد (سیاه). اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵ درصد معنی‌دار نیست.

Figure 2. Mean values number of Balli form cells and Specific leaf Area of wheat cultivars grown under normal (black) and water stress (gray) conditions. In each case, Columns with the same alphabet letters are not significantly different at 5% level.

ضخامت برگ رقم امید بطور معنی‌داری از ارقام شعله و شاه‌پسند و آزادی بیشتر بود. در حالی کـه با ضخامت برگ رقم آذر ۲ اختلاف معنی‌داری نداشت. کمترین ضخامت برگ در رقم شعله مشـاهده

گردید که به‌طور معنی‌داری از رقم امید و آذر ۲ کمتر است و با ارقام شاه‌پسند و آزادی اختلاف معنی‌داری نداشت (شکل ۳).

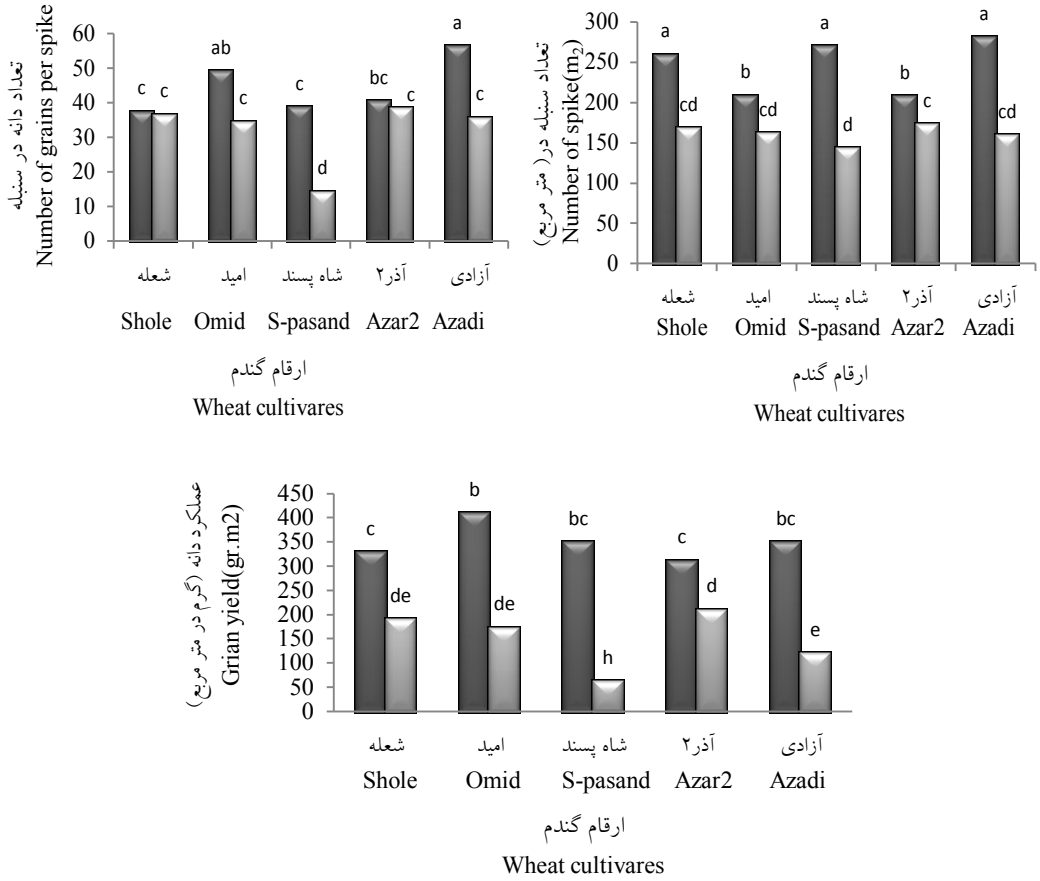


شکل۳. مقایسه میانگین اثر رقم و تنش بر ضخامت برگ گندم. اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵٪ معنی‌دار نیست.

Figure 3. Mean values Effect of cultivar and stress on wheat leaf thickness. In each case, Columns with the same alphabet letters are not significantly different at 5% level.

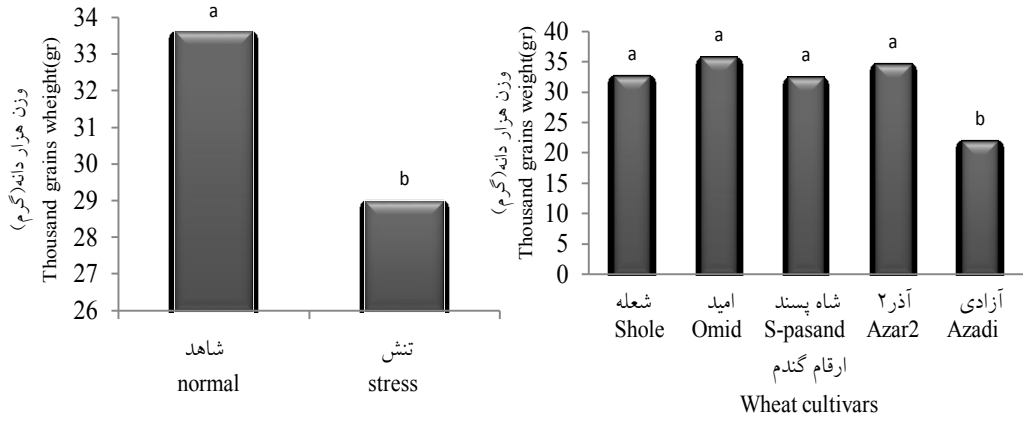
تعداد سنبله در واحد سطح تحت تأثیر تنش کاهش یافت. کمترین تعداد سنبله در شرایط تنش مربوط به رقم شاه پسند بود، در حالیکه در بین سایر ارقام، تفاوت معنی‌دار وجود نداشت (شکل ٤). در اثر تنش خشکی تعداد دانه در سنبله در ارقام امید، شاه پسند و آزادی بطور معنی داری کاهش یافت، در صورتیکه کاهش تعداد دانه در سنبله در ارقام شعله و آذر۲ معنی دار نبود (شکل٤). عملکرد دانه در تمامی ارقام بطور معنی داری تحت تأثیر تنش کاهش یافت هرچند در شرایط تنش رقم آذر۲ نسبت به سایر ارقام از عملکرد دانه بالاتری برخوردار بود. بیشترین میزان عملکرد دانه در شرایط عدم تنش مربوط به رقم شاه پسند بود در حالیکه این رقم نسبت به سایر ارقام بیشتر تحت تأثیر تنش قرار گرفته و از عملکرد دانه پایین تری برخوردار بود (شکل٤).

تنش بطور معنی داری وزن هزار دانه را کاهش داد. کمترین وزن هزار دانه در رقم آزادی بدست آمد در حالیکه در سایر ارقام تفاوت معنی داری وجود نداشت (شکل۵).



شکل ٤. مقایسه میانگین تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله و عملکرد دانه ارقام گندم رشد یافته در شرایط تنش خشکی (خاکستری) و شاهد (سیاه). اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵ درصد معنی‌دار نیست.

Figure 4. Mean values Number of grains per spike, spike and grain yield of wheat cultivars grown under normal (black) and water stress (gray) conditions. In each case, Columns with the same alphabet letters are not significantly different at 5% level.



شکل۵. مقایسه میانگین اثر رقم و تنش بر وزن هزار دانه گندم. اختلاف ستون‌هایی که دارای حروف الفبای مشابه هستند از لحاظ آماری در سطح ۵ درصد معنی‌دار نیست.

Figure 5. Mean values Effect of cultivar and stress on the weight of a Thousand grains wheat. In each case, Columns with the same alphabet letters are not significantly different at 5% level.

لوله شدن برگ، یک سازگاری مورفوفیزیولوژیکی در گیاهان زراعی برای اجتناب از تنش‌های خشکی، گرما، بیماری و کمبود مواد غذایی است (۲۳). لوله شدن برگ از طریق افزایش تقسیمات سلولی در جهت مخالف پیچش برگ و یا کاهش تقسیمات سلولی در داخل پیچش برگ ایجاد می‌شود (۳۵). در این آزمایش در شرایط تنش خشکی در همه ارقام مورد مطالعه لوله ای شدن برگ مشاهده گردید. گزارش شده است که در گندمیان لوله شدن برگ سبب کاهش ٤٦ تا ٦٣ درصد در میزان تعرق برگ می‌شود (۱۷). همچنین لوله شدن برگ در گندم میزان سطح موثر برگ را به میزان ٤٨ درصد و در نتیجه تلفات آب را به میزان ٨٤ درصد کاهش می‌دهد (۲۸).

میزان لوله شدن برگ با عملکرد دانه و تعداد سنبله در واحد سطح دارای همبستگی منفی و معنی‌دار بود، در حالی که با سایر صفات همبستگی نشان نداد (جدول ۲). لوله‌ای شدن برگ بیشترین تأثیر منفی را بر رقم شاه پسند داشت به‌طوری‌که باعث کاهش معنی‌دار تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه آن نسبت به سایر ارقام شد. لوله شدن برگ در طی تنش خشکی باعث کاهش سطح برگ و همچنین کاهش تعرق از طریق بسته شدن روزنه‌ها می‌شود که در نتیجه با کاهش ورود CO_2 به داخل سلول باعث کاهش فتوسنتز می‌شود (۱). در رقم آذر۲ با وجود لوله‌ای شدن برگ به دلیل عدم تأثیر منفی تنش بر سطح ویژه برگ که نشان دهنده تعداد سلول‌های مزوفیل است و همچنین تأثیر کمتر اثرات نامطلوب

تنش بر تعداد بذر در سنبله و تعداد سنبله در واحد سطح در این رقم نسبت به سایر ارقام از عملکرد دانه بالاتری برخوردار بود. گزارش امام و همکاران (۲۰۰۷) بر روی ژنوتیپ‌های مختلف گندم نشان داد که تنش خشکی موجب کاهش عملکرد و اجزای عملکرد به استثنای تعداد سنبلچه در هر سنبله و تعداد سنبله در متر مربع شد و بیشترین کاهش عملکرد ناشی از تعداد دانه در سنبله و کاهش وزن هزار دانه در شرایط تنش بود (٦). کاهش مساحت و تعداد سلول‌ها در اثر کاهش میزان آب موجود در برگ در شرایط تنش کم‌آبی قبلا نیز گزارش شده بود (۲). با توجه به اینکه سلول‌های بالیفورم در شیارهای برگ در محلی عمیق‌تر از دیگر سلول‌های اپیدرم قرار دارند و کاهش حجم آنها می‌تواند دیواره سلولی و در نتیجه برگ را به راحتی به صورت پیچ‌خورده در بیاورند، لوله شدن برگ در شرایط خشک امکان پذیر خواهد بود (۵). در شرایط تنش خشکی تعداد سلول‌های بالیفورم در رقم آذر ۲ به‌طور معنی‌دار کاهش یافت در حالی که در دیگر ارقام این‌گونه نبود. بنابراین با کاهش تعداد سلول‌های بالیفورم میزان لوله شدن برگ افزایش می‌یابد. مساحت سلول‌های بالیفورم در برگ ارقام شاه پسند، آذر ۲ و آزادی در شرایط تنش کاهش یافت در حالیکه تنش اثر معنی‌داری بر مساحت این سلول‌ها در ارقام شعله و امید نداشت. نشان داده شده است که رشد و طویل شدن سلول‌های اپیدرمی فضای لازم برای رشد تمام برگ را فراهم می‌سازد (۱۵) و اگر در اثر تنش سلول‌های بالیفورم کمتر رشد نمایند این موضوع ممکن است باعث تراکم بیشتر مزوفیل در برگ و افزایش ضخامت سلول‌های بالیفورم شده باشد. همچنین بین تعداد و مساحت سلول‌های بالیفورم با سایر صفات همبستگی معنی‌داری مشاهده نگردید (جدول ۲). تنش خشکی با کاهش ضخامت برگ در ارتباط است (۳۱) در این آزمایش تنش خشکی به‌طور معنی‌داری باعث کاهش ضخامت برگ شد (شکل ۲). کاهش ضخامت برگ در شرایط تنش خشکی در گندم دوروم قبلاً نیز گزارش شده است (۳۱). ارقام آذر ۲ و امید دارای بیشترین ضخامت برگ بودند. همبستگی مثبت و معنی‌داری بین ضخامت برگ با عملکرد دانه و سطح ویژه برگ نشان داد (جدول ۲). گزارش شده در هنگام بروز تنش خشکی سطح ویژه برگ به دلیل افزایش در چگالی یا ضخامت بافت برگ و همچنین افزایش هزینه سیستم اسیمیلاسیون، کمتر می‌شود (۳۳). تنش خشکی باعث کاهش سطح ویژه برگ در رقم آزادی شد در حالی که تأثیر معنی‌دار بر این صفت در سایر ارقام نداشت.گزارش شده است که برگ گیاهان در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط مرطوب دارای سطح ویژه (SLA) کمتری هستند (۳). با توجه به اینکه در اثر تنش خشکی هم سطح برگ (۱۳) و هم فتوسنتز کاهش می‌یابند می‌توان انتظار داشت که وزن خشک برگ نیز کاهش پیدا کند. در این آزمایش سطح برگ نسبت به وزن خشک برگ

بیشتر کاهش پیدا کرده و در نتیجه سطح ویژه برگ در اثر تنش خشکی کاهش یافت. سطح ویژه برگ با وزن هزار دانه و عملکرد دانه دارای همبستگی مثبت و معنی دار بود (جدول ۲).

جدول ۱. میانگین مربعات تجزیه واریانس داده‌های مربوط به صفات گندم

Table 1. The mean square variance analysis of data on wheat triats

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	مساحت سلول‌های بالیفورم Balliform cell area	لوله‌ای شدن برگ Leaf rolling	سطح ویژه‌برگ Specific leaf area	ضخامت‌برگ (۱۰$^{-۶}$) Leaf thickness	تعداد سلول بالیفورم Number of balliform cell
بلوک Rep	2	0.0008$^{n.s}$	0.001$^{n.s}$	301$^{n.s}$	0.4$^{n.s}$	0.633$^{n.s}$
تنش Stress	1	0.14*	0.813**	1789*	22/3*	38.53**
خطای اصلی Error	2	0.003	0.002	71/04	0.56	1.43$^{n.s}$
رقم Cultivar	4	0.12**	0.008**	344**	8.3**	27.88**
تنش×رقم Cultivar×Stress	4	0.01*	0.006**	207**	1.7$^{n.s}$	4.28*
خطای فرعی Error	16	0.003	0.001	21.46	0.49	1.03
ضریب‌تغییرات C.V%		12	5	3	2	5

*و ** به‌ترتیب نشان‌دهنده اثر معنی‌دار منبع تغییر مربوطه در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد هستند. ns نشان‌دهنده معنی‌دار نبودن اثر منبع تغییر مربوطه است.

*,**Significant at 5% and 1% probability level, respectively. ^{ns}Not significant

ادامه جدول ۱.

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	تعداد سنبله Number spike	تعداد دانه در هر سنبله Number of grains per spike	وزن هزار دانه Thousand grains wheat	عملکرد دانه grain yield
بلوک Rep	2	91$^{n.s}$	4.8$^{n.s}$	25$^{n.s}$	132$^{n.s}$
تنش Stress	1	531**	109**	160**	294**
خطای‌اصلی Error	2	21$^{n.s}$	14$^{n.s}$	2.17$^{n.s}$	181$^{n.s}$
رقم Cultivar	4	134**	321**	181**	614$^{n.s}$
تنش×رقم Stress× Cultivar	4	269**	189**	15$^{n.s}$	866**
خطای فرعی Error	16	239	30	11	155
ضریب‌تغییرات C.V%	-	7	14	10	18

*و** به‌ترتیب نشان‌دهنده اثر معنی‌دار منبع تغییر مربوطه در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد هستند. ns نشان‌دهنده معنی‌دار نبودن اثر منبع تغییر مربوطه است

*,**Significant at 5% and 1% probability level, respectively. ^{ns}Not significant

وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی کاهش یافت. رقم آزادی نسبت به سایر ارقام دارای وزن هزار دانه کمتری بود در حالیکه سایر ارقام از نظر میزان وزن هزاردانه تفاوتی را نشان ندادند. وزن هزار دانه با عملکرد دانه دارای همبستگی مثبت می باشد. نتایج شهریاری و همکاران (۲۰۰۸) در بررسی اثر تنش خشکی آخر فصل بر روی ٤۲ ژنوتیپ گندم نشان داد که در شرایط خشکی تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها در سطح احتمال ۱ درصد وجود داشت و همبستگی عملکرد دانه با وزن هزار دانه معنی‌دار بوده است (۲۵).

جدول ۲- همبستگی بین صفات فیزیولوژیکی و آناتومیکی در ارقام گندم

Table 2. Correlation between anatomical and physiological characteristics in wheat cultivars

	مساحت بالیفورم Balliform area	سطح ویژه برگ Specific leaf area	ضخامت برگ Leaf thickness	تعداد سنبله در واحد سطح Number spike	تعداد دانه در هر سنبله Number of grains per spike	وزن هزار دانه Thousand grains wheat	عملکرد دانه grain yield	تعداد سلول بالیفورم Number of balliform cell
سطح ویژه برگ Specific leaf area	0.09$^{n.s}$							
ضخامت برگ Leaf thickness	0.17$^{n.s}$	0.77**						
تعداد سنبله در واحد سطح Number spike	0.4$^{n.s}$	0.49$^{n.s}$	0.3$^{n.s}$					
تعداد دانه در هر سنبله Number of grains per spike	-0.16$^{n.s}$	0.55$^{n.s}$	0.57$^{n.s}$	0.63*				
وزن هزار دانه Thousand grains wheat	0.16$^{n.s}$	0.64*	0.61$^{n.s}$	0.08$^{n.s}$	-0.04$^{n.s}$			
عملکرد دانه grain yield	0.2$^{n.s}$	0.8**	0.71*	0.82**	0.78**	0.46*		
تعداد سلول بالیفورم Number of balliform cell	-0.06$^{n.s}$	0.2$^{n.s}$	0.62$^{n.s}$	0.25$^{n.s}$	0.51$^{n.s}$	0.21$^{n.s}$	0.45$^{n.s}$	
لوله‌ای شدن برگ Leaf rolling	-0.48$^{n.s}$	-0.62$^{n.s}$	-0.54$^{n.s}$	-0.81**	-0.52$^{n.s}$	-0.39$^{n.s}$	-0.86**	-0.37$^{n.s}$

*و ** به‌ترتیب نشان‌دهنده اثر معنی‌دار منبع تغییر مربوطه در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد هستند. ns نشان‌دهنده معنی‌دار نبودن اثر منبع تغییر مربوطه است.

*,**Significant at 5% and 1% probability level, respectively. ^{ns}Not significant

نتیجه‌گیری کلی

در یک نتیجه گیری کلی و همچنین با در نظر گرفتن این که همبستگی‌های روشنی بین عملکرد دانه و صفات مختلفی مانند لوله شدن برگ، سطح ویژه برگ، ضخامت برگ، تعداد سنبله در واحد سطح، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه در زمان تنش وجود دارد می‌توان دریافت که تعیین چنین

پارامترهایی در فرآیند گزینش و تحلیل نتایج آن‌ها موجب افزایش کارآیی گزینش ژنوتیپ‌ها و معرفی ارقام متحمل و پر محصول خواهد شد.

منابع

1. Abd Allah, A.A. 2009. Genetic studies on leaf rolling and some root traits under drought conditions in rice (*Oryza sativa* L.). Afr. J. Biotechnol. 8: 6241–6248.
2. Alvarez, J.M., Rocha, J.F., and Machado, S.R. 2008. Bulliform cells in loudetiopsis chrysothrix (Ness) conert and *Tristachya leiostachya* Nees (*Poaceae*): structure in relation to function. Braz Arch Biol. Tech. 51: 113-119.
3. Bacelar, E.A., Santos, D.L., MoutInho-Pereira, J.M., Goncalves, B.C., Ferreira, H.F., and Correia, C.M. 2006. Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. Plant Sci. 170: 596–605.
4. Bradford, K.J., and Hsiao, T.C. 1982. Physiological responses to moderate water stress, In: Physiological Plant Ecology II, Springer Verlag (Ed.), Berlin, New Series 12B, Chap. 9: 263–324.
5. Clarke, J.M. 1986. Effect of leaf rolling on leaf water loss in *Triticum* spp. Can. Plant Sci. 66: 885-891.
6. Emam,Y., Ranjbar, A.M., and Bahrani, M.J. 2007. Evaluation of yield and yield components in wheat Genotypes under post-Anthesis Drought stress. J. Sci. Technol. Agric. Nat. Res. 11: 221-232.
7. Ennajeh, M., Vadel, A.M., Cochard, H., and Khenmira, H. 2010. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. J. Hor. Sci. Biotechnol. 85:289-294.
8. Entz, M.H., and Flower, D.B. 1990. Differential agronomic responses of winter wheat cultivars to post-anthesis environmental stress. Crop Sci. 30: 1119-1123.
9. Esau, K. 1965. Plant Anatomy. 2nd Ed. New York. Wiley.767 p.
10. Fischer. R.A., and Maurer, R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. Aust. J. Agric. Res. 29: 897-912.
11. Garnier, E., and Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. New Phyto. 128:725-736.
12. Hsiao, T.C., O'Toole, J.C., Yambao, E.B., and Turner, N.C. 1984. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice. Plant Physiol. 75: 328.
13. Janmohammadi, M., Ahmadi, A., and Poustini, k. 2011. Effect of leaf area reduction and nitrogen application on stomatal characteristics of flag leaf and grain yield of wheat under deficit irrigation. EJCP. 3(4): 177-194.
14. Kadioglu, A., and Terzi, R. 2007. A dehydration avoidance mechanism: leaf rolling, Bot. Rev. 73: 290–302.
15. Kutschera, U. 1992. The role of the epidermis in the control of elongation growth in stems and coleoptiles. Bot Act. 105: 246-252.
16. O'Toole, J.C., and Cruz, R.T. 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. Plant Physiol. 65: 428-432.

17. Parker, J. 1968. Drought-resistance mechanisms. In TT Kozlowski, ed, Water Deficits and Plant Growth, Vol. I. Academic Press, New York.
18. Paknejad, F., Jami AL-Ahmadi, M., Vazan, S., and Ardakani, M.R. 2010. Effects of water stress at different growth stages on yield and water use efficiency of some wheat cultivars. EJCP. 2(3):17-36.
19. Pessarakli, M. 2010. Handbook of Plant and Crop Stress, 3rd Edition, Revised and Expanded, CRC Press, Taylor & Francis Publishing Company, Florida, 1215p.
20. Poorter, H., and Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. Oecolo. 83:553-59.
21. Ritchie. S.W., Nguyen, H.T., and Holaday, A.S. 1990. Leaf water content and gas-Exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Sci. 30: 105-111.
22. Saneoka, H., Premachandra, G.S., Kanaya, M., and Ogata, S. 1989. Cultivar differences in drought tolerance in maize. J. Japan Grassl. Sci. 35:234-240.
23. Sarieva, G.E., Kenzhebaeva, S.S., and Lichtenthaler, H.K. 2010. Adaptation potential of photosynthesis in wheat cultivars with a capability of leaf rolling under high temperature conditions, Russ. J. Plant. Physiol. 57: 28–36.
24. Schillinger, W.F. 2005. Tillage method and sowing rate relations for dry land spring wheat, barley and oat. Crop Sci. 45:2636-2643.
25. Shahryari, R., Gurbanov, E., Gadimov, A., and Hassanpanah, D. 2008. Tolerance of 42 bread wheat genotypes to drought stress after anthesis. Pak. J. Biol. Sci. 11:1330-1335.
26. Siddique, M.R.B., Hamid, A., and Islam, M.S. 2000. Drought stress effects on water relations of wheat. Butanical Bullecin of Academia Sinica. 41: 35-38.
27. Sio-Se Mardeh. A., Ahmadi, A., Poustini, K., and Mohammadi, V. 2006. Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. Field Crops Res. 98: 222-229.
28. Sirault, X .R.R. 2007. Leaf rolling in wheat. PhD thesis ANU, Canberra, Australia.
29. Syvertsen, J.P., Lloyd, J., Mcconchiehie, C., Kriedemann, P.E., and Farquhar, G.D. 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO2 diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. Plant Cell Environ. 18: 149-157.
30. Thomas, H.w., Nina, L.B., Thomas, G.R., and Deborah, L.R. 1992. An improved method for using electrolyte leakage to assess membrane competence in plant tissues. Plant physiol. 98: 198-205.
31. Venora, G., and Calcagno, F. 1997. Influence of vascular system in *Triticum durum* Desf. on drought adaptation. Cereal Res. Commun. 19: 319–26.
32. Vogelmann, T.C., and Evans, J.R. 2002. Profiles of light absorption and chlorophyll within spinach leaves from chlorophyll fluorescence. Plant cell Environ. 25:1313-1323.
33. Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., and Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Ann Rev Eco. Syst.: 125–159.
34. White, J.W., Montes. 2005. Variation in parameters related to leaf thickness in common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). Field Crop Res. 91:7–21.
35. Zou, L.P., Sun, X.H., and Zhang, Z.G. 2011. Leaf rolling controlled by the homeodomain leucine zipper class IV gene roc5 in rice. Plant Physiol. 156: 1589–1602.