

مطالعه ویژگی‌های فیزیولوژیک و مورفولوژیک وابسته به تحمل به خشکی در گندم نان

روح‌اله عبدالشاهی^{۱*}، علیرضا طالعی^۲، منصور امید^۳ و بهمن یزدی صمدی^۴

۱، استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه کرمان

۲، ۳، ۴، استادان پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

(تاریخ دریافت: ۸۷/۱۰/۱۴ - تاریخ تصویب: ۸۸/۷/۲۹)

چکیده

در این پژوهش به منظور بررسی سازوکارهای تحمل به خشکی در ۳ ژنوتیپ کوکری، اکسکلیبر و آر.ای.سی ۸۷۵ در دو نوع خاک رزورسی و مخلوط کالیفرنیا و شرایط تنش خشکی و نرمال در یک آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۴ تکرار مورد بررسی قرار گرفت. آزمایش گلدانی ۳ بار تکرار شد. پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های مورد بررسی در شرایط تنش خشکی ($817/0 \text{ mOsm/kg}$) به طور معنی‌داری بیشتر از شرایط نرمال رطوبتی ($478/1 \text{ mOsm/kg}$) بود، ولی ژنوتیپ‌های مورد بررسی تفاوت معنی‌داری را با یکدیگر نداشتند. از این رو، ژنوتیپ‌های مورد بررسی فاقد سازوکار تنظیم اسمزی بودند. در شرایط تنش خشکی طول ریشه کاهش، ولی قطر ریشه افزایش یافت. در این شرایط ژنوتیپ‌های متحمل ریشه قطورتری را تولید کردند. کوکری در شرایط تنش و نرمال رطوبتی دارای سیستم ریشه‌ای ضعیف بود، ولی در مقابل اکسکلیبر در هر دو شرایط سیستم ریشه‌ای قوی‌تری را تولید کرد. با این که آر.ای.سی ۸۷۵ در شرایط نرمال از لحاظ سیستم ریشه‌ای مشابه کوکری بود، ولی در شرایط تنش خشکی سیستم ریشه‌ای بهتری را ایجاد کرد. اکسکلیبر و آر.ای.سی ۸۷۵ با برخورداری از سیستم ریشه‌ای بهتر نسبت به کوکری آب بیشتری را جذب کردند. از لحاظ کارایی مصرف آب، آر.ای.سی ۸۷۵ به طور معنی‌داری بهتر از اکسکلیبر و کوکری بود. ولی اکسکلیبر و کوکری تفاوت معنی‌داری را با یکدیگر نداشتند. علاوه بر آن ژنوتیپ‌های متحمل دارای بنیه بهتری نسبت به رقم حساس کوکری بودند.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش خشکی، پتانسیل اسمزی، خصوصیات ریشه، کارایی مصرف آب.

مقدمه

شرایط کمبود آب، به ژنوتیپ‌های متحمل و مدیریت لازم برای حداکثر کردن آب قابل دسترس نیاز دارد (Passioura, 2006). تکامل گیاهان از زمان اهلی شدن آنها، به وسیله گزینش فنوتیپی صفات سازگارتر انجام شده است. با وجود این، گزینش مستقیم در مورد عملکرد در شرایط تنش خشکی با توجه به وراثت پذیری کم، کنترل چند ژنی، اپیستازی و اثر متقابل ژنوتیپ ×

خشکی یکی از مهم‌ترین تهدیدهای جهانی برای تولید مواد غذایی است. علاوه بر آن، تغییرات آب و هوا و افزایش جمعیت جهانی نیز ابعاد این مشکل را گسترده‌تر می‌کنند. یکی از راه‌حل‌های این مشکل ایجاد ارقام جدید با تحمل بیشتر نسبت به تنش خشکی است (Takeda & Matsuoka, 2008). افزایش عملکرد در

مورد ارتباط تنظیم اسمزی و عملکرد، نشان‌دهنده ناپایداری ارتباط این دو صفت است (Serraj & Sinclair, 2002). بررسی تنظیم اسمزی در گندم در شرایط مختلف تنش خشکی نشان می‌دهد که این صفت می‌تواند معیار گزینش موثری برای تحمل به خشکی باشد و نقش مثبتی را در جلوگیری از کاهش شدید عملکرد در شرایط تنش خشکی ایفا کند. علاوه بر آن، گزارش‌های متناقضی نیز در مورد نقش تنظیم اسمزی بر عملکرد در شرایط تنش خشکی منتشر شده است. به عنوان مثال، در برخی از موارد گزارش شده است که تنظیم اسمزی تأثیری بر افزایش عملکرد در شرایط تنش خشکی ندارد (Moinuddin et al., 2005). تنظیم اسمزی می‌تواند رشد ریشه را در شرایط تنش خشکی حمایت کند. کنترل ژنتیکی تنظیم اسمزی نسبتاً ساده است. با وجود این، مزایای تنظیم اسمزی بحث برانگیز است. پیش بینی می‌شود که روش‌های پیشرفته‌تر در مطالعه ریشه، همراه با گزینش به کمک نشانگر، قدرت جذب آب را در گیاهان افزایش دهد و موجب افزایش تحمل به خشکی شود (Reynolds & Toberosa, 2008). ریشه‌های گیاه برای جذب آب و مواد غذایی، پاسخ به سیگنال‌های زیستی و غیرزیستی در خاک و نگه داشتن گیاه در درون خاک ضروری است. کنترل ساختار ریشه، بخش زیربنایی توسعه و تکامل گیاه است و گیاه را قادر می‌سازد تا به تغییرات شرایط محیطی پاسخ دهد و در آشیان‌های مختلف اکولوژیکی زنده بماند (Nibau et al., 2008). برخلاف پژوهشگران به‌نژادی دام، اکثر پژوهشگران گیاهان فقط اندام‌های هوایی گیاه از قبیل ساقه، برگ، گل و میوه بررسی می‌کنند و اندام زیرزمینی یا ریشه را نادیده می‌گیرند، در حالی که ریشه‌ها از نظر نگهداری گیاه در خاک، جذب آب و مواد غذایی مهم هستند. صفات ریشه ممکن است در اجزای عملکرد گندم وارد شوند. احتمال دارد که به‌نژادگران گندم مجبور شوند در مورد صفات ریشه‌ای گزینش را به طور مستقیم انجام دهند (Waines & Ehdiaie, 2007). مقایسه لاین‌های جمعیت هاپلوئید مضاعف و والدین آن‌ها نشان داد که لاین‌های برخوردار از سیستم ریشه‌ای قوی‌تر از رطوبت قابل دسترس بیشتر استفاده می‌کنند (Reynolds et al., 2007). به احتمال زیاد، گزینش

محیط مختل می‌شود. پیچیده بودن سازوکارهای تحمل به خشکی، دلیل پیشرفت کند در بهبود عملکرد در مناطق خشک است. به منظور بهبود تحمل به خشکی بایستی صفات دخیل در پایداری عملکرد را شناسایی و به ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا منتقل نمود. این هدف می‌تواند با استفاده از روش گزینش به کمک نشانگر انجام شود (Cattivelli et al., 2008). به‌نژادی ارقام برای عملکرد پایدار در حالت تنش خشکی مشکل است، زیرا در سال‌هایی که تنش اعمال نمی‌شود گزینش غیرممکن و یا غیرموثر می‌شود. کارایی گزینش برای تحمل به خشکی از طریق شناسایی صفات ثانوی^۱ به عنوان ابزار گزینش می‌تواند بهبود یابد. صفت ثانوی مناسب بایستی اندازه‌گیری آسان، وراثت پذیری بالا و همبستگی ژنتیکی بالایی را با عملکرد در شرایط تنش داشته باشد (Robin et al., 2003). تحمل به خشکی می‌تواند از طریق صفاتی نظیر محتوای آب نسبی گیاه (RWC) و تنظیم اسمزی (OA) که موجب افزایش پایداری عملکرد در حالت تنش خشکی می‌شوند بررسی شود (Teulat et al., 2001). تنظیم اسمزی تجمع مواد درون سلولی را در پاسخ به تنش خشکی شامل می‌گردد. به عنوان پیامد تجمع مواد، پتانسیل اسمزی سلول کاهش می‌یابد و موجب جذب آب و نگهداری فشار تورژسانس سلول می‌شود (Babu et al., 1999). تنظیم اسمزی (OA) به عنوان یک صفت اصلی و مورد توجه در تحمل به خشکی شناخته می‌شود و در پاسخ گیاه به تنش آب مشارکت دارد. تنظیم اسمزی به عنوان کاهش پتانسیل اسمزی درون سلول به خاطر تجمع مواد در خلال تنش خشکی تعریف می‌شود (Teulat et al., 1998). از تنظیم اسمزی به عنوان سازوکاری که موجب افزایش عملکرد محصولات در شرایط تنش خشکی می‌شود یاد می‌کنند. فرض بر این است که تنظیم اسمزی موجب پایداری فعالیت سلول و بافت‌ها در شرایط تنش خشکی می‌شود. تنظیم اسمزی به عنوان سازوکار موثر برای تحمل به خشکی شناخته می‌شود و می‌تواند به وسیله به‌نژادی کلاسیک، گزینش به کمک نشانگر یا مهندسی ژنتیک به گیاهان اضافه شود. با وجود این، بررسی‌های مزرعه‌ای در

مواد و روش‌ها

ارقام آر.ای.سی^۱ ۸۷۵، اکسکلیبر^۲ و کوکری^۳ به مدت ۳ سال (۲۰۰۳، ۲۰۰۴ و ۲۰۰۶) و در ۱۰ ناحیه مختلف در جنوب استرالیا مورد بررسی قرار گرفتند. پس از انجام تجزیه و تحلیل‌های آماری بر اساس عملکرد رقم کوکری به عنوان حساس، رگه به نژادی آر.ای.سی^۱ ۸۷۵ و رقم اکسکلیبر به عنوان متحمل به خشکی شناسایی شدند (تورستن ۲۰۰۷، داده‌ها منتشر نشده است). هر ۳ ژنوتیپ دارای ژن نیمه پاکوتاهی *Rht2* هستند و فنولوژی بسیار مشابهی (۳ تا ۵ روز تفاوت در گلدهی) دارند (Izanloo et al., 2008).

نام	سال و محل	کیفیت	تحمل به
ژنوتیپ	اصلاح	نانوائی	خشکی
رقم کوکری	۱۹۹۹- دانشگاه آدلاید استرالیا	بالا	حساس
رقم اکسکلیبر	۱۹۹۱- دانشگاه آدلاید استرالیا	پائین	متحمل
لاین آر.ای.سی ^۱ ۸۷۵	-	بالا	متحمل

تحمل به خشکی در ۳ ژنوتیپ کوکری، اکسکلیبر و آر.ای.سی^۱ ۸۷۵ از ۲ نوع خاک رزورسی^۴ (شن+خاک سطح الارض (به نسبت ۱:۱)) و مخلوط کالیفرنیا^۵ در یک آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۴ تکرار مورد بررسی قرار گرفت. آزمایش ۳ بار تکرار شد. برای اطمینان از نتایج مربوط به تنظیم اسمزی آزمایش دیگری نیز اجرا شد. در آزمایش دوم علاوه بر تنش خشکی شرایط نرمال رطوبتی هم در نظر گرفته شد. در این مورد وزن گلدان‌ها هر روز اندازه‌گیری شد و به اندازه آب مصرفی به گیاهان آب اضافه گردید تا همواره میزان رطوبت گلدان‌ها در حد ظرفیت زراعی نگه داشته شود. به منظور کشت از مخلوط کالیفرنیا ۵۰۰ گرم و از خاک رزورسی ۶۰۰ گرم توزین و درون کیسه پلاستیکی مخصوص قرار داده شد. به هر کدام از کیسه‌های مربوط

مستقیم برای اندام‌های هوایی موجب گزینش غیرمستقیم برای ریشه‌های کوچک‌تر، به خصوص در شرایط آبیاری مناسب و تغذیه مناسب (همان طور که در شرایط به‌نژادی گندم در سیمیت وجود دارد) گردد. ممکن است، در این شرایط، ریشه‌های بزرگ مزیتی نداشته باشند. علاوه بر آن، اندازه ریشه با ارتفاع بوته همبستگی مستقیم دارد. بدین ترتیب که هرچه ارتفاع بوته بلندتر باشد ریشه‌ها نیز عمیق‌تر خواهد بود (Ehdaie & Waines, 1997). عملکرد در مناطق خشک تابع جذب آب، کارایی مصرف آب و شاخص برداشت است. $Y = WU \times WUE \times HI$ در این فرمول Y عملکرد، WU جذب آب، WUE کارایی مصرف آب و HI شاخص برداشت را نشان می‌دهد (Reynolds & Toberosa, 2008). در حال حاضر، بهبود کارایی مصرف آب برای محصولات دیم و آبی ضروری به نظر می‌رسد. به‌نژادی ارقام برخوردار از کارایی مصرف آب بالاتر روش مناسبی برای حل مشکل کمبود آب است (Condon et al., 2004). گزینش برای افزایش کارایی مصرف آب در نسل‌های اولیه برنامه به‌نژادی، موجب افزایش عملکرد، بیوماس، شاخص برداشت و اندازه دانه می‌شود، ولی بر روی تعداد دانه در خوشه تاثیری نمی‌گذارد. وراثت‌پذیری خصوصی کارایی مصرف آب (۶۳٪) به مراتب از عملکرد (۱۴٪) بیشتر است. همبستگی ژنتیکی قوی ($r = 0.61$) بین کارایی مصرف آب و عملکرد نشان می‌دهد که کارایی مصرف آب می‌تواند در گزینش غیرمستقیم عملکرد استفاده شود (Richards & Lukacs, 2002). اکسکلیبر و آر.ای.سی^۱ ۸۷۵ سازوکارهای متفاوتی را برای تحمل تنش خشکی دارند. اکسکلیبر بیشترین تنظیم اسمزی و هدایت روزنه‌ای و کمترین میزان ABA را دارد. آر.ای.سی^۱ ۸۷۵ دارای تنظیم اسمزی متوسط، برگ‌های براق و کلروفیل بالا بود. در این ژرم‌پلاس، ظرفیت تنظیم اسمزی مهم‌ترین سازوکار فیزیولوژیکی برای تحمل به خشکی است (Izanloo et al., 2008).

هدف این پژوهش بررسی سازوکارهای تحمل به خشکی در ژنوتیپ‌های گندم نان است. پایداری و اهمیت هر یک از این سازوکارها نیز مورد بررسی قرار می‌گیرد.

1. RAC875
2. Excalibur
3. Kukri
4. Roseworthy soil
5. California uni. mix

دیجیتال با دقت ۰/۰۰۰۱ گرم اندازه‌گیری شد. برای محاسبه محتوای آب نسبی گیاه و پتانسیل اسمزی، اولین برگ (از بالا) که به طور کامل باز شده بود با قیچی جدا و به دو نیم تقسیم شد. از نیمه بالایی هر برگ در اندازه‌گیری محتوی نسبی آب برگ و از نیمه پایینی آن در اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی استفاده شد. در اندازه‌گیری محتوی نسبی آب برگ، برگ‌ها پس از قطع درون یخ قرار گرفتند و بلافاصله به آزمایشگاه منتقل و وزن تر آن‌ها اندازه‌گیری شد. سپس برگ‌ها به مدت ۲۴ ساعت در سردخانه‌ای با دمای ۴ درجه سانتی‌گراد و در شرایط تاریکی قرار گرفتند و وزن برگ در حالت تورژسانس اندازه‌گیری شد. سپس برگ‌ها در آونی با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت قرار گرفتند و وزن خشک آن‌ها اندازه‌گیری شد. محتوای آب نسبی گیاه از فرمول (Barrs & Weatherly 1962) محاسبه شد:

$$RWC = \frac{LFW - LDW}{LTW - LDW}$$

در این فرمول RWC محتوای آب نسبی گیاه^۱، LFW وزن تر برگ^۲، LDW وزن خشک برگ^۳ و LTW وزن برگ در حالت تورژسانس^۴ است. برای اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی، برگ‌ها پس از برداشت درون ازت مایع قرار گرفتند و بلافاصله به آزمایشگاه منتقل و تا زمان اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی در فریزری با دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند. پس از برداشت نمونه جهت بررسی پتانسیل اسمزی تنش، گلدان‌ها آبیاری شدند و روز بعد، قبل از روشن شدن لامپ‌های اتافک رشد، اولین برگ (از بالا) پنجه دوم که به طور کامل باز شده بود جدا و برای اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی در حالت نرمال رطوبتی (بعد از آبیاری مجدد^۵) مورد استفاده قرار گرفت. برای اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی ابتدا شیره برگ استخراج شد. برای این منظور نمونه‌ها به فلاسک حاوی ازت مایع منتقل و سپس با استفاده از

به خاک رزورسی ۱۷۵ میلی گرم نترات آمونیوم و ۱۷۵ میلی گرم مونو فسفات پتاسیم اضافه شد. به گلدان‌های حاوی خاک رزورسی ۷۰ و مخلوط کالیفرنیا (یوسی) ۸۰ میلی لیتر آب اضافه شد. خاک در درون گلدان‌ها با ارتفاع ۱۵ سانتی‌متر و قطر دهانه ۷ سانتی‌متر قرار گرفتند. برای این که تفاوت اندازه بذرهای موجب ایجاد خطا نشود، ۵۰ عدد بذر از هر کدام از ژنوتیپ‌ها با وزن ۴۵-۴۰ میلی‌گرم گزینش شد. بذرهای گزینش شده به مدت ۳۰ ثانیه با آب مقطر شستشو و سپس در هیپوکلیت سدیم ۱٪ به مدت ۱۵ دقیقه ضدعفونی شدند. پس از ضدعفونی، بذرهای ۳ بار با فاصله ۵ دقیقه شستشو داده شدند. بذرهای ضد عفونی شده به مدت ۴۸ ساعت درون پتری و بر روی یک کاغذ صافی مرطوب قرار داده شدند تا جوانه‌دار شوند. بذرهایی با اندازه گیاهیچه تا حدودی یکسان برای تمام ژنوتیپ‌ها و تکرارها گزینش شد.

پس از کاشت گیاهان درون گلدان، برای جلوگیری از تبخیر آب از سطح خاک یک پوشش پلاستیکی که در وسط آن روزنه‌ای به قطر ۱ سانتی‌متر وجود داشت بر روی گلدان کشیده شد و تا زمان برداشت به گلدان‌ها آب اضافه نشد. گلدان‌ها در اتافک رشد با دمای 20 ± 1 درجه سانتی‌گراد در روز و 15 ± 1 درجه سانتی‌گراد در شب، ۱۴ ساعت روشنایی و ۱۰ ساعت تاریکی قرار گرفتند. گیاهان ۴ هفته پس از کشت برداشت شدند.

در این آزمایش صفات وزن تر ریشه و اندام هوایی، وزن خشک ریشه و اندام هوایی، بیوماس (وزن ریشه + وزن اندام هوایی)، محتوی نسبی آب برگ‌ها (RWC)، پتانسیل اسمزی (OP)، تنظیم اسمزی (OA)، طول ریشه، قطر ریشه، حجم ریشه، جذب و کارایی مصرف آب اندازه‌گیری شد.

وزن گلدان‌ها بلافاصله پس از کاشت و همچنین قبل از برداشت اندازه‌گیری شد و با استفاده از تفاضل آن‌ها مقدار آب مصرفی به دست آمد. با تقسیم وزن خشک گیاه به مقدار آب مصرفی کارایی مصرف آب محاسبه گردید.

وزن تر ریشه و اندام هوایی پس از توزین به مدت ۴۸ ساعت در آونی با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند. سپس وزن خشک با استفاده از یک ترازوی

1. Relative water content
2. Leaf fresh weight
3. Leaf dry weight
4. Leaf turgid weight
5. After re-hydration

تنظیم اسمزی

پتانسیل اسمزی در شرایط تنش و نرمال، اجزای مربوط به تنظیم اسمزی هستند. ژنوتیپ‌های مورد بررسی از لحاظ پتانسیل اسمزی در شرایط نرمال تفاوت معنی‌داری نداشتند. بنابراین دلیل تفاوت در تنظیم اسمزی ژنوتیپ‌های مورد بررسی پتانسیل اسمزی در شرایط تنش است. در سه آزمایش پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های مورد بررسی به طور متوسط در شرایط نرمال ۴۸۷/۱ میکرواسمومتر بر کیلوگرم، ولی پس از اعمال تنش خشکی پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های مورد بررسی به ۸۱۷/۰ میکرواسمومتر بر کیلوگرم به دست آمد.

بر اساس آزمایش اول و دوم پتانسیل اسمزی در شرایط تنش در ژنوتیپ‌های متحمل بیشتر از حساس بود. با توجه به این نتایج، تنظیم اسمزی یک سازوکار فعال و موثر برای مقابله با خشکی در ژنوتیپ‌های متحمل مورد بررسی است. ولی، در این دو آزمایش مقدار آب مصرفی توسط ژنوتیپ‌های متحمل اسکلیبر و آرای.سی.۸۷۵ بیشتر از والد حساس کوکری بود (شکل‌های ۱، ۲، ۳ و ۴). پتانسیل اسمزی در شرایط تنش با مقدار جذب آب همبستگی منفی و معنی‌دار داشت ($r=-0/69$). از این رو، دلیل پتانسیل اسمزی بالاتر در ژنوتیپ‌های متحمل می‌تواند جذب آب بیشتر باشد. برای بررسی این مشکل، آزمایش سوم طراحی گردید. در این آزمایش ژنوتیپ‌های مورد بررسی پس از مصرف ۶۰ میلی‌لیتر آب برداشت شدند و پتانسیل اسمزی مورد بررسی قرار گرفت. نکته قابل توجه در آزمایش سوم عدم وجود تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی از لحاظ پتانسیل اسمزی بود. در نتیجه به احتمال زیاد، دلیل وجود تفاوت در پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های مورد بررسی در آزمایش‌های اول و دوم تفاوت در مقدار جذب آب باید باشد.

نتایج آزمایش سوم نشان داد که ژنوتیپ‌های متحمل سازوکار خاصی برای تنظیم پتانسیل اسمزی ندارند و هر ۳ ژنوتیپ مورد بررسی از پتانسیل اسمزی یکسانی برخوردار بودند (شکل‌های ۵ و ۶). دلیل تفاوت مشاهده شده در آزمایشات اول و دوم سازوکار جذب آب بوده است.

سوزن مخصوص پودر شدند. برای استخراج شیره گیاهی، ۴ لایه کاغذ صافی در انتهای سرنگ قرار داده شد، سپس برگ پودر شده را درون سرنگ ریخته شد و با فشار شیره برگ استخراج گردید. شیره استخراج شده به مدت ۱ دقیقه و با ۱۳۲۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. از محلول شفاف بالای تیوب ۲۰ میکرولیتر گزینش و با استفاده از دستگاه میکرواسمومتر (Fisk 210, Massachusetts, USA) پتانسیل اسمزی اندازه‌گیری شد. تنظیم اسمزی با استفاده از تفاضل پتانسیل اسمزی در شرایط تنش و نرمال رطوبتی محاسبه شد.

برای بررسی صفات ریشه، ریشه گیاهان با استفاده از فشار آب گرم شستشو و تا زمان اندازه‌گیری صفات درون لوله آزمایش حاوی الکل اتانول ۷۰٪ در سردخانه‌ای با دمای ۴ درجه سانتی‌گراد نگهداری شد. با استفاده از دستگاه اسکن‌کننده ریشه^۲ WinRHIZOPro صفات طول، قطر و حجم ریشه اندازه‌گیری شد. برای جلوگیری از روی هم افتادن ریشه‌ها و کاهش خطا، ریشه‌ها به قطعات کوچک تقسیم و در محفظه مخصوصی در آب قرار گرفتند و اسکن ریشه‌ها انجام شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS و رسم شکل‌ها با استفاده از نرم‌افزار Excel انجام شد. مقایسه میانگین داده‌ها با روش دانکن و در سطح احتمال ۵٪ انجام شد.

نتایج و بحث

برای بررسی نتایج حاصل در ۳ آزمایش از تجزیه مرکب استفاده گردید. ژنوتیپ‌های مورد بررسی از لحاظ تمام صفات به جز وزن تر ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی تفاوت معنی‌داری نشان دادند. اثر متقابل ژنوتیپ×خاک برای صفات مربوط به اندام هوایی معنی‌دار ولی در صفات مربوط به ریشه غیرمعنی‌دار بود (جدول ۱). این نتایج نشان‌دهنده کارایی بالاتر در انتخاب برای ریشه است.

1. Micro-osmometer
2. Root scanner

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات در ژنوتیپ‌های گندم نان در شرایط تنش خشکی

منابع تغییر	درجه آزادی	طول ریشه در حجم	حجم ریشه	میانگین قطر ریشه	سطح ریشه	طول ریشه	مرحله رشد برگ	نسبت ریشه به اندام هوایی	تعداد پنجه بیوماس	وزن خشک بیوماس	وزن تر بیوماس	جذب آب مصرفی	کارایی مصرف آب	وزن تر خشک ریشه	وزن خشک اندام هوایی	وزن تر اندام هوایی
آزمایش تکرار (آزمایش)	۲	۱۴۳۶۰۹*	۱/۸۵۸*	۰/۰۳۴۶*	۳۰۸۶*	۳۲۵۸۶۳**	-	۰/۰۷۳۴**	۰/۲۶۸ ^{ns}	۰/۱۲۸*	۶/۵۳۲**	۲۸۳/۳۲**	۰/۰۳۴**	۰/۰۲۶۱**	۰/۱۹۹**	۳/۰۹۴**
ژنوتیپ	۹	۲۳۵۴۳	۰/۰۲۰	۰/۰۰۰۱	۲۲۴	۲۲۲۴۹	-	۰/۰۰۱۶	۰/۸۰۸	۰/۰۰۱	۰/۰۴۳	۵/۹۰	۰/۰۰۳	۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۰۱۳
خاک	۲	۲۵۲۰۸۷**	۰/۰۰۷*	۰/۰۰۰۷*	۱۱۸۸*	۱۶۶۹۴۰*	۰/۵۰۷*	۰/۰۰۳ ^{ns}	۱۷/۲۴۱**	۰/۰۲۴**	۱/۲۰۶**	۲۷۴/۳۴**	۰/۰۴۰**	۰/۰۰۰۶*	۰/۰۳۲**	۰/۷۲۹**
ژنوتیپ×خاک	۱	۴۴۷۹۱۰۲**	۱/۸۹۳**	۰/۰۰۰۹*	۳۵۱۹۵**	۴۴۷۹۱۰۲**	۳/۸۴۰**	۰/۰۴۳۳**	۳۴/۲۴۱**	۱/۲۰۳**	۱۱۵/۴۴۳**	۵۴۷۳/۰۴**	۰/۱۵۲**	۰/۰۴۹۹**	۱/۲۳۹**	۴۷/۴۰۷**
آزمایش ژنوتیپ	۲	۸۰۳۷ ^{ns}	۰/۰۰۸ ^{ns}	۰/۰۰۰۴ ^{ns}	۴۷ ^{ns}	۸۰۳۷ ^{ns}	۰/۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۹ ^{ns}	۳/۹۰۷**	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۲۸۰*	۳۱/۱۸ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۰۰ ^{ns}	۰/۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۸۹*
آزمایش×ژنوتیپ	۴	۶۴۱۲۰۲**	۰/۰۸۲**	۰/۰۰۱۲۷**	۱۳۵۹*	۴۸۰۰۲۱**	-	۰/۰۰۰۸ ^{ns}	۱/۸۵۱*	۰/۰۰۵*	۰/۰۴۱ ^{ns}	۹/۶۱ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۰۲*	۰/۰۸۸*
آزمایش×خاک	۲	-	-	-	-	-	-	۰/۰۰۰۴ ^{ns}	۰/۳۳۴ ^{ns}	۰/۰۳۱**	۰/۰۵۴ ^{ns}	۲۷۵/۵۹**	۰/۰۰۰ ^{ns}	۰/۰۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۰۵ ^{ns}	۰/۰۰۵ ^{ns}
آزمایش×ژنوتیپ×خاک	۴	-	-	-	-	-	-	۰/۰۰۰۹ ^{ns}	۰/۰۱۸ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۴۳ ^{ns}	۲/۰۵ ^{ns}	۰/۰۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۷۲ ^{ns}	۰/۰۲۸ ^{ns}
خطا	۴۵	۲۶۹۴۵	۰/۰۲۹	۰/۰۰۰۲	۲۸۰	۲۲۲۳۲	۰/۰۳۷	۰/۰۰۱۰	۰/۳۶۸	۰/۰۰۱	۰/۰۷۹	۱۴/۳۸	۰/۰۰۴	۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۱	۰/۰۲۸
ضریب تغییرات (CV)	۹/۴۲	۱۱/۷۶	۴/۶۲	۹/۵۰	۸/۷۵	۴/۴۷	۱۳/۳۸	۹/۶۹	۶/۱۷	۶/۷۱	۸/۳۶	۸/۱۵	۹/۲۱	۱۰/۹۸	۶/۷۷	۶/۶۱

*، ** و ns: معنی دار در سطح ۵ درصد، ۱ درصد و غیرمعنی دار.

- اعداد درون جدول میانگین مربعات تیمار را نشان می دهند.

+ مرحله رشد برگ فقط در آزمایش دوم و صفات طول، سطح، قطر و حجم ریشه در آزمایش دوم و سوم اندازه گیری شده اند.

جدول ۲- مقایسه میانگین ژنوتیپ‌های گندم نان در شرایط تنش خشکی

ژنوتیپ	طول ریشه در حجم	حجم ریشه	میانگین قطر ریشه (میلی متر)	سطح ریشه	طول ریشه	مرحله رشد برگ	نسبت ریشه به اندام هوایی در هر برگ	تعداد پنجه بیوماس	وزن خشک بیوماس	وزن تر بیوماس	جذب آب مصرفی	کارایی مصرف آب	وزن تر خشک ریشه	وزن خشک اندام هوایی	وزن تر اندام هوایی
آر.ای.سی ۸۷۵	۱۸۵۵/۲ ^A	۱/۵۱۲ ^A	۰/۳۲۰ ^B	۱۸۶/۵ ^A	۱۷۹۹/۳ ^A	۴/۰۵ ^B	۰/۳۲۵ ^B	۴/۰۰ ^B	۰/۵۵ ^A	۴/۴۴ ^A	۴۶/۶۰ ^A	۰/۱۳۳ ^A	۰/۱۳۳ ^A	۰/۴۶۶ ^A	۲/۷۱۱ ^A
اکسکلیبر	۱۶۰۸/۴ ^B	۱/۵۴۷ ^A	۰/۳۴۹ ^A	۱۷۲/۳ ^B	۱۶۰۸/۴ ^B	۴/۳۵ ^A	۰/۳۳۴ ^{AB}	۵/۶۷ ^A	۰/۵۱ ^B	۴/۱۴ ^B	۴۸/۴۸ ^A	۰/۱۲۲ ^B	۰/۱۲۲ ^B	۰/۴۲۳ ^B	۲/۴۴۰ ^B
کوکری	۱۷۶۸/۷ ^A	۱/۳۲۲ ^B	۰/۳۰۵ ^C	۱۷۰/۶ ^B	۱۷۱۷/۱ ^{AB}	۴/۵۵ ^A	۰/۳۵۱ ^A	۳/۹۴ ^C	۰/۴۷ ^C	۴/۰۲ ^B	۴۰/۹۸ ^B	۰/۱۲۱ ^B	۰/۱۲۱ ^B	۰/۳۹۷ ^C	۲/۴۰۴ ^B

- ژنوتیپ‌های برخوردار از حروف مشابه در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی داری را با هم ندارند.

جدول ۳- تجزیه واریانس صفات در ژنوتیپ‌های گندم نان در شرایط نرمال رطوبتی

منابع تغییر	درجه آزادی	نسبت ریشه به اندام هوایی	وزن خشک بیوماس	وزن تر بیوماس	میانگین قطر ریشه	سطح ریشه	طول ریشه	وزن تر ریشه	وزن خشک ریشه	پتانسیل اسمزی- ریشه	وزن خشک اندام هوایی	وزن تر اندام هوایی	مرحله رشد برگ	تعداد پنجه در هر بوته
ژنوتیپ	۲	۰/۰۰۶*	۰/۱۰۸**	۱۱/۷۲**	۰/۰۱۳**	۷۷۲۱*	۷۳۲۰۴*	۳/۰۹۳**	۳۶۹/۶۹ ^{ns}	۰/۰۴۷**	۲/۸۷۵**	۲/۸۷۵**	۰/۴۲۹**	۱۱/۶۲۵**
خاک	۱	۰/۰۰۴*	۳/۱۷۹**	۱۶۴/۸۵**	۰/۱۸۲**	-	-	۱۱/۹۱۶**	۳۹۹۳۵/۰۴**	۲/۱۲۱**	۸۸/۱۵۱**	۸۸/۱۵۱**	۴/۰۸۴**	۱۲۱/۵۰**
ژنوتیپ×خاک	۲	۰/۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۱۱ ^{ns}	۰/۲۰۹ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	-	-	۰/۰۰۷ ^{ns}	۳۸۲/۸۹ ^{ns}	۰/۰۰۴ ^{ns}	۰/۱۵۲ ^{ns}	۰/۱۵۲ ^{ns}	۰/۰۳۹ ^{ns}	۱/۱۲۵ ^{ns}
خطا	۱۸	۰/۰۰۱	۰/۰۱۰	۰/۰۱۰	۰/۰۰۱	۱۲۹۵	۶۶۷۴۳	۰/۲۲۱	۳۸۱/۹۷	۰/۰۰۷	۰/۲۹۷	۰/۲۹۷	۰/۰۵۷	۰/۷۷۸
ضریب تغییرات (CV)	۱۰/۷۷	۱۱/۷۴	۱۱/۷۴	۱۵/۴۵	۶/۸۰	۱۶/۷۳	۱۰/۴۶	۱۵/۲۹	۴/۰۱	۱۲/۸۶	۱۲/۶۷	۱۲/۶۷	۵/۰۷	۱۲/۶۰

*، ** و ns: معنی دار در سطح ۵ درصد، ۱ درصد و غیرمعنی دار.

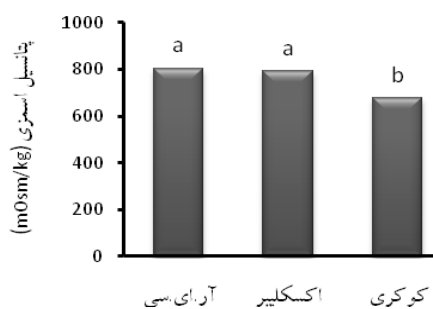
- اعداد درون جدول میانگین مربعات تیمار را نشان می دهند.

+ صفات طول ریشه، سطح ریشه و میانگین قطر ریشه فقط در آزمایش دوم اندازه گیری شده اند.

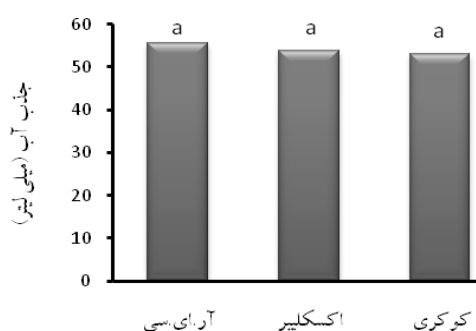
جدول ۴- مقایسه میانگین ژنوتیپ‌های گندم نان در شرایط نرمال رطوبتی

ژنوتیپ	نسبت ریشه به اندام هوایی	وزن خشک بیوماس	وزن تر بیوماس	میانگین قطر ریشه	سطح ریشه	طول ریشه	وزن تر ریشه	وزن خشک ریشه	پتانسیل اسمزی- ریشه	وزن خشک اندام هوایی	وزن تر اندام هوایی	مرحله رشد برگ	تعداد پنجه در هر بوته
آر.ای.سی ۸۷۵	۰/۲۸۵ ^B	۰/۸۴۱ ^B	۷/۶۲ ^A	۰/۲۷۱ ^A	۲۰۲/۲ ^{AB}	۲۳۷۶ ^B	۳/۱۲ ^B	۴۸۱/۴۲ ^A	۰/۱۸۵ ^B	۴۸۱/۴۲ ^A	۴۸۱/۴۲ ^A	۴/۴۷ ^B	۶/۱۲ ^B
اکسکلیبر	۰/۳۳۲ ^A	۰/۹۵۷ ^A	۸/۲۳ ^A	۰/۲۸۳ ^A	۲۹۰۲ ^A	۲۹۰۲ ^A	۳/۵۶ ^A	۴۹۲/۵۰ ^A	۰/۲۳۹ ^A	۴۹۲/۵۰ ^A	۴۹۲/۵۰ ^A	۴/۸۲ ^A	۸/۳۷ ^A
کوکری	۰/۲۹۹ ^B	۰/۷۶۳ ^B	۶/۲۹ ^B	۰/۲۷۲ ^A	۲۰۲۰ ^B	۱۷۳۰ ^B	۲/۵۵ ^C	۴۸۷/۵۰ ^A	۰/۱۷۴ ^B	۴۸۷/۵۰ ^A	۴۸۷/۵۰ ^A	۴/۹۱ ^A	۶/۵۰ ^B

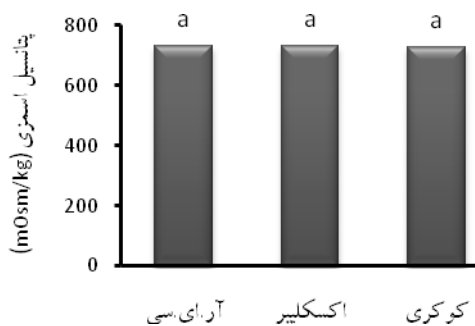
- ژنوتیپ‌های برخوردار از حروف مشابه در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی داری را با هم ندارند.



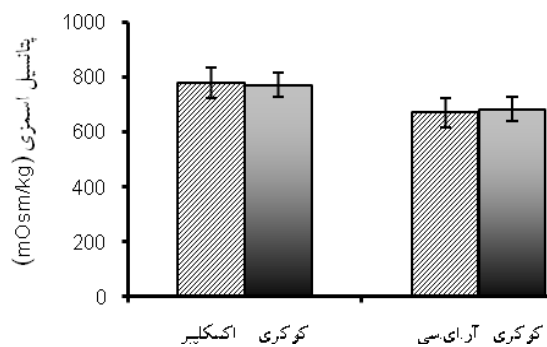
شکل ۴- پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های گندم نان (در آزمایش دوم)



شکل ۵- مقدار آب مصرفی ژنوتیپ‌های گندم نان (در آزمایش سوم)

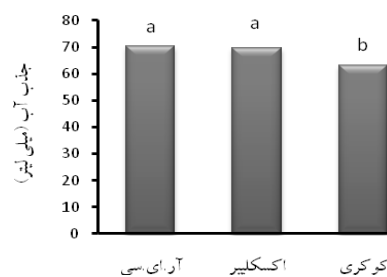


شکل ۶- پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های گندم نان (در آزمایش سوم)

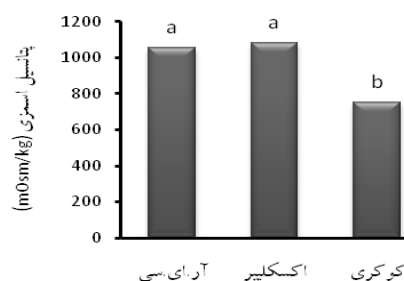


شکل ۷- پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های گندم نان در یک گلدان

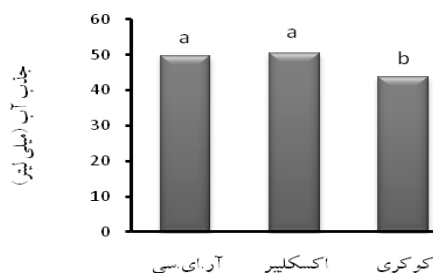
لازم به ذکر است که نتایج حاصل برای تنظیم اسمزی در آزمایشات اول، دوم و سوم، مشابه نتایج حاصل از پتانسیل اسمزی تنش است. پتانسیل اسمزی بعد از آبیگری مجدد^۱ به طور معنی‌داری بیشتر از پتانسیل اسمزی در حالت نرمال رطوبتی بود، ولی اثر متقابل آن‌ها با ژنوتیپ غیرمعنی‌دار شد. معنی‌دار نبودن این اثر متقابل نشان‌دهنده این واقعیت است که استفاده از هر یک از این دو (پتانسیل اسمزی نرمال یا پتانسیل اسمزی پس از آبیگری مجدد) در محاسبه تنظیم اسمزی نتایج یکسانی دارد.



شکل ۱- مقدار آب مصرفی ژنوتیپ‌های گندم نان (در آزمایش اول)



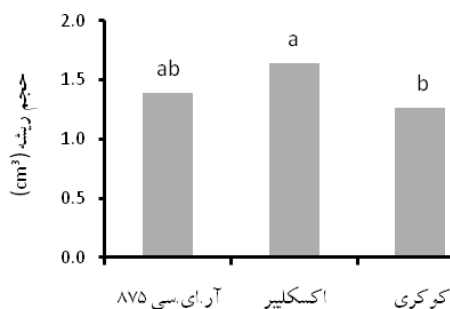
شکل ۲- پتانسیل اسمزی ژنوتیپ‌های گندم نان (در آزمایش اول)



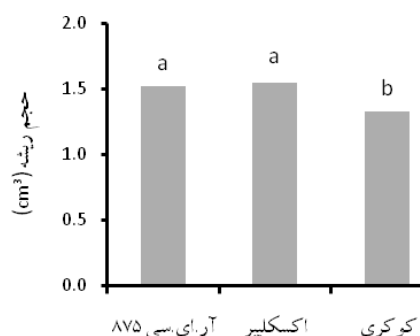
شکل ۳- مقدار آب مصرفی ژنوتیپ‌های گندم نان (در آزمایش دوم)

1. Osmotic potential after rehydration

تولید شده در خاک یوسی به طور معنی‌داری بیشتر از زوروسی بود (نتایج آورده نشده است)، ولی اثر متقابل ژنوتیپ×خاک معنی‌دار نشد. Izanloo et al. (2008) نیز با بررسی این ۳ ژنوتیپ برای تحمل به خشکی اظهار داشتند که اکسکلیر ریشه بیشتری را نسبت به آر.ای.سی و کوکری تولید می‌کند.



شکل ۸- حجم ریشه در شرایط نرمال رطوبتی



شکل ۹- حجم ریشه در شرایط تنش خشکی

به طور کلی، حجم ریشه در شرایط تنش $(1/46\text{cm}^3)$ با شرایط نرمال رطوبتی $(1/43\text{cm}^3)$ تفاوت معنی‌دار نداشت. حجم ریشه تابع دو مولفه طول و قطر ریشه است. در مواجهه با شرایط تنش خشکی طول ریشه کاهش ولی قطر آن افزایش یافت و در نتیجه حجم ریشه ثابت ماند. طول ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری را با کارایی مصرف آب ($r=0/71$) و جذب آب ($r=0/99$) دارد، در حالی که قطر ریشه با این صفات همبستگی ندارد. اثر متقابل ژنوتیپ×خاک در مورد هر دو مولفه (طول و قطر ریشه) معنی‌دار نشد. این امر، نشان دهنده ثابت ماندن پاسخ ژنوتیپ‌ها در شرایط مختلف خاک است.

برای اطمینان از نتایج حاصل از آزمایش سوم، آزمایش چهارم طراحی گردید. در آزمایش چهارم ژنوتیپ‌های متحمل و حساس در یک گلدان کشت شدند، بنابراین مقدار آب قابل دسترس در زمان‌های مختلف برای هر دو ژنوتیپ موجود در یک گلدان مساوی بود. در این آزمایش، ژنوتیپ‌های متحمل و حساس موجود در یک گلدان پتانسیل اسمزی یکسانی داشتند. نتایج حاصل از این آزمایش، یافته‌های حاصل از آزمایش سوم در مورد پتانسیل اسمزی را تایید و نشان داد که ژنوتیپ‌های مورد بررسی فاقد سازوکار تنظیم اسمزی برای مقابله با تنش خشکی هستند. تفاوت مشاهده شده برای پتانسیل اسمزی در آزمایش‌های اول و دوم به تفاوت در میزان جذب آب توسط ژنوتیپ‌های مورد بررسی مربوط بوده است.

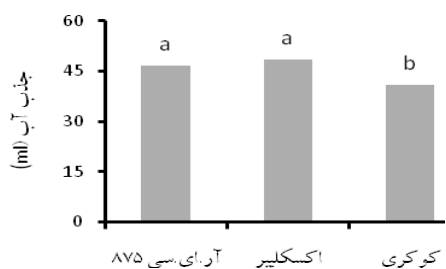
سیستم ریشه

سیستم ریشه‌ای که به طور مناسب در خاک پخش شود، موجب افزایش عملکرد می‌شود (Watt et al., 2008). بررسی ۱۰۰ ساله میزان بارندگی نشان داده است که ریشه عمیق در خاک‌های مرطوب نه تنها در زمان بارندگی کم، بلکه در بارندگی بالا نیز ارزشمند است (Lilley & Kirkegaard, 2007). فهم بهتر ساختار ریشه برای بهبود عملکرد در شرایط تنش خشکی ضروری است (Manschadi et al., 2006). در این پژوهش خصوصیات ریشه مورد مطالعه قرار گرفت. حجم ریشه صفت مهمی برای ارزیابی است و ژنوتیپ‌های برخوردار از حجم ریشه بیشتر قادرند سطح بیشتری از خاک را پوشش دهند و آب بیشتری را جذب کنند. حجم ریشه همبستگی مثبت و معنی‌داری را با وزن اندام هوایی ($r=0/93$) و مقدار جذب آب ($r=0/96$) دارد. سیستم مطلوب ریشه، موجب جذب آب بیشتر و تولید اندام هوایی بیشتر می‌شود. به طور متوسط در آزمایش‌های اول، دوم و سوم در شرایط نرمال رطوبتی آر.ای.سی ۸۷۵ و کوکری حجم ریشه یکسانی داشتند، ولی در مواجهه با تنش خشکی ژنوتیپ متحمل آر.ای.سی حجم ریشه بیشتری را نسبت به ژنوتیپ حساس کوکری تولید کرد. اکسکلیر هم در شرایط نرمال رطوبتی و هم در شرایط تنش خشکی حجم ریشه بالایی تولید می‌نماید. اگرچه به طور متوسط حجم ریشه

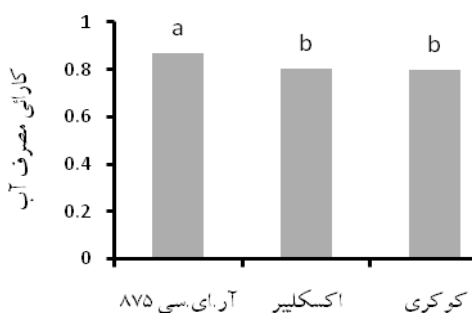
بیشتری را نسبت به کوکری تولید کردند (شکل ۱۲). با در نظر گرفتن صفات مربوط به ریشه، آرای.سی.۸۷۵ بهترین و کوکری ضعیف‌ترین سیستم ریشه را در شرایط تنش خشکی داشتند. از این رو، سیستم ریشه‌ای مناسب، در شرایط تنش خشکی موجب برتری ژنوتیپ‌های متحمل شده است. لازم به ذکر است که رقم اکسکلیبر هم در شرایط تنش خشکی و هم در شرایط نرمال رطوبتی سیستم ریشه‌ای بسیار خوبی را تولید کردند.

جذب و کارایی مصرف آب

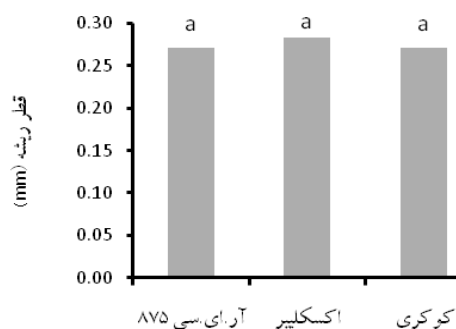
در آزمایش‌های اول، دوم و سوم به طور متوسط اکسکلیبر و آرای.سی.۸۷۵ در شرایط تنش خشکی جذب آب بیشتری نسبت به رقم حساس کوکری داشتند (شکل ۱۴). (Izanloo et al. (2008) نیز با بررسی این ۳ ژنوتیپ در گلخانه اعلام کردند که اکسکلیبر در شرایط تنش خشکی دوره‌ای آب بیشتری را نسبت به کوکری و آرای.سی.۸۷۵ مصرف می‌کند، ولی در آزمایش آن‌ها کوکری و آرای.سی.۸۷۵ تفاوت معنی‌داری را با یکدیگر نداشتند. ژنوتیپ آرای.سی.۸۷۵ بیشترین کارایی مصرف آب را داشت، ولی کارایی مصرف آب اکسکلیبر همانند کوکری بود. بنابراین، دلیل برتری اکسکلیبر نسبت به کوکری در شرایط تنش خشکی جذب آب بیشتر است.



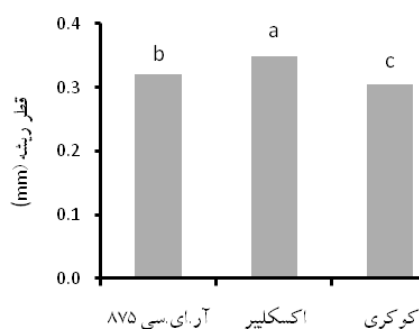
شکل ۱۳- کارایی مصرف آب در شرایط تنش خشکی



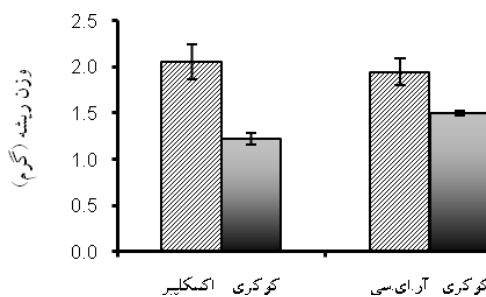
شکل ۱۴- مقدار آب مصرفی در شرایط تنش خشکی



شکل ۱۰- قطر ریشه در شرایط نرمال رطوبتی



شکل ۱۱- قطر ریشه در شرایط تنش خشکی



شکل ۱۲- وزن ریشه ژنوتیپ‌های گندم نان در یک گلدان

ژنوتیپ‌های مورد بررسی، از لحاظ قطر ریشه در شرایط نرمال تفاوت معنی‌داری را با یکدیگر نداشتند (شکل ۱۰)، ولی در مواجهه با شرایط تنش خشکی، ژنوتیپ‌های متحمل ریشه قطورتری را ایجاد کردند (شکل ۱۱). بنابراین، افزایش قطر ریشه یکی از راهکارهای ژنوتیپ‌های متحمل در مواجهه با شرایط تنش خشکی است. از لحاظ وزن ریشه آرای.سی. بهترین ژنوتیپ بود و کوکری و اکسکلیبر تفاوت معنی‌داری را با یکدیگر نداشتند (جدول ۲). در آزمایش چهارم که ژنوتیپ‌های متحمل و حساس در یک گلدان کشت شدند، آرای.سی و اکسکلیبر به طور معنی‌دار ریشه

صفات مربوط به بنیه گیاه

در این بخش صفات متعددی نظیر وزن تر و خشک اندام هوایی، تعداد پنجه و مرحله رشد گیاه مورد اندازه‌گیری قرار گرفت. ژنوتیپ‌های مورد بررسی از لحاظ این صفات تفاوت معنی‌دار داشتند و اثر متقابل ژنوتیپ×خاک در مورد آن‌ها به جز مرحله رشد گیاه معنی‌دار است (جدول ۱). آرای.سی.۸۷۵ موفق‌ترین ژنوتیپ از لحاظ تولید اندام هوایی در شرایط تنش خشکی بود. این ژنوتیپ از لحاظ کارایی جذب آب و سیستم ریشه‌ای نیز بهتر از دو رقم کوکری و اکسکلیر بود. از لحاظ تولید اندام هوایی اکسکلیر حدواسط و رقم حساس کوکری ضعیف‌ترین بود. تعداد پنجه زیاد مناسب شرایط تنش خشکی نیست، ولی با وجود این رقم متحمل اکسکلیر پنجه بیشتری (۵/۷) را نسبت به رقم حساس کوکری (۳/۹) تولید می‌کند، ولی آرای.سی.۸۷۵ و کوکری تفاوت معنی‌داری را از لحاظ تعداد پنجه ندارند (جدول ۲). Izanloo et al. (2008) نیز اعلام کردند که اکسکلیر تعداد پنجه بیشتری را تولید می‌کند، ولی در مواجهه با تنش خشکی تعداد زیادی از پنجه‌های آن از بین می‌رود. کوکری و اکسکلیر رشد سریع‌تری را نسبت به آرای.سی دارند، به طوری که به هنگام برداشت به ترتیب در مرحله ۴/۵۵ و ۴/۳۵ برگی بودند. ولی آرای.سی از لحاظ توسعه برگ‌ها در هنگام برداشت در مرحله ۴/۰۵ برگی بود.

نتیجه‌گیری کلی

پتانسیل اسمزی یکی از سازوکارهای مهم برای مقابله با تنش خشکی در نظر گرفته می‌شود. Teulat et al. (1998) اعلام کردند تنظیم اسمزی به عنوان یک صفت اصلی و مورد توجه در تحمل به خشکی شناخته می‌شود و در پاسخ گیاه به تنش آب مشارکت دارد. ولی در مورد مزایای آن توافق عمومی وجود ندارد. Sinclair & Serraj (2002) اعلام کردند بررسی‌های مزرعه‌ای در مورد ارتباط تنظیم اسمزی و عملکرد، نشان دهنده ناپایداری ارتباط این دو صفت است. در آزمایش‌های اول و دوم ژنوتیپ‌های متحمل (اکسکلیر و آرای.سی.۸۷۵) پتانسیل اسمزی بالاتری را نسبت به ژنوتیپ حساس (کوکری) داشتند. دلیل این امر سیستم ریشه‌ای بهتر ژنوتیپ‌های متحمل و جذب بهتر آب

توسط آن‌ها بود. بنابراین، ژنوتیپ‌های متحمل با استفاده از سیستم ریشه‌ای بهتر و جذب آب بیشتر به هنگام برداشت آب کمتری در دسترس داشتند و در نتیجه پتانسیل اسمزی آن‌ها بیشتر بود. ولی در آزمایش سوم و چهارم که آب یکسانی جذب کردند پتانسیل اسمزی آنها تفاوت معنی‌دار پیدا نکرد. بنابراین دلیل اصلی مشاهده تفاوت در ژنوتیپ‌های متحمل و حساس در آزمایش‌های اول و دوم سازوکار جذب آب بود و نه سازوکار تنظیم اسمزی. برای بررسی سازوکار تنظیم اسمزی بایستی میزان آب مصرفی کنترل شود تا این دو سازوکار را از یکدیگر جدا سازد. Izanloo et al. (2008) با بررسی ژنوتیپ‌های کوکری، اکسکلیر و آرای.سی.۸۷۵ اعلام کردند که تنظیم اسمزی اکسکلیر بالا، آرای.سی.۸۷۵ متوسط و کوکری پایین است. ژنوتیپ‌های متحمل اکسکلیر و آرای.سی.۸۷۵ دارای سیستم ریشه‌ای بهتر برای جذب آب و تحمل بهتر شرایط تنش خشکی نسبت به رقم حساس کوکری هستند. رقم اکسکلیر در هر دو شرایط تنش خشکی و نرمال رطوبتی سیستم ریشه‌ای مناسبی دارد، ولی لاین آرای.سی.۸۷۵ در شرایط نرمال رطوبتی مشابه رقم حساس کوکری است با این تفاوت که در شرایط تنش خشکی سیستم ریشه‌ای بهتری را نسبت به کوکری دارد. بنابراین، آرای.سی.۸۷۵ دارای سازوکار مخصوصی در شرایط تنش خشکی برای توسعه ریشه است. Ehdai & Waines (2007) اعلام کردند صفات ریشه‌ای در شرایط تنش خشکی دارای اهمیت زیادی هستند و ممکن است در اجزای عملکرد گندم وارد شوند، احتمال دارد که به‌نژادگران گندم مجبور شوند در مورد صفات ریشه‌ای گزینش را به طور مستقیم انجام دهند. مقایسه سیستم ریشه ژنوتیپ‌های مورد بررسی نشان داد که ژنوتیپ‌های متحمل در مواجهه با تنش خشکی ریشه قه‌ورتری را نسبت به ژنوتیپ حساس ایجاد می‌کنند. با این که در شرایط نرمال در بین قطر ریشه ژنوتیپ‌های مورد بررسی تفاوت معنی‌دار وجود نداشت، ولی ژنوتیپ‌های متحمل اکسکلیر و آرای.سی.۸۷۵ با برخوردار بودن از سیستم ریشه‌ای بهتر نسبت به رقم حساس کوکری آب بیشتری را جذب کردند. Reynolds et al. (2007) با مقایسه لاین‌های جمعیت هاپلوئید مضاعف و والدین آن‌ها نشان دادند که

تنش خشکی موفق‌تر عمل می‌کنند. Spielmeyer et al. (2007) نیز اعلام کردند که گندم‌های برخوردار از بنیه اولیه قوی‌تر، سریع‌تر بر روی سطح خاک سایه‌اندازی می‌کنند و از دست رفتن آب را کاهش می‌دهند. همچنین رشد سریع اولیه، قدرت رقابت گیاه را در مواجهه با علف‌های هرز افزایش می‌دهد و در نتیجه رشد علف‌های هرز کاهش می‌یابد. به طور کلی، با توجه به سازوکارهای مورد بررسی در این پژوهش لاین آر.ای.سی. ۸۷۵ دارای تحمل بالاتری نسبت به رقم اکسکلیبر است و این لاین برای استفاده در پروژه‌های به‌نژادی در مورد تحمل به خشکی پیشنهاد می‌شود.

لاین‌های برخوردار از سیستم ریشه‌ای قوی‌تر از رطوبت قابل دسترس بیشتر استفاده می‌کنند. از لحاظ کارایی مصرف آب، لاین آر.ای.سی. ۸۷۵ به طور معنی‌داری بهتر از اکسکلیبر و کوکری بود، ولی اکسکلیبر و کوکری تفاوت معنی‌داری را با یکدیگر نداشتند. Condon et al. (2004) اعلام کردند که در حال حاضر بهبود کارایی مصرف آب ضروری به نظر می‌رسد و انتخاب ارقام با کارایی مصرف آب بالاتر روش مناسبی برای مواجهه با تنش خشکی است. از لحاظ صفات مربوط به بنیه گیاه ژنوتیپ‌های متحمل آر.ای.سی. ۸۷۵ و اکسکلیبر نسبت به رقم حساس کوکری موفق‌تر بودند. از این رو ژنوتیپ‌های متحمل با داشتن بنیه اولیه قوی‌تر در مواجهه با شرایط

REFERENCES

- Babu, R. C., Blum, A., Zhang, J., Sarkarung, S. & Nguyen, H. T. (1999). Screening for osmotic adjustment in the rice. *Genetic improvement of rice for water limited environments conference*, 293-305.
- Barrs, H. D. & Weatherly, P. E. (1962). A re-examination of a relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biology Science*, 15, 413-428.
- Cattivelli, L., Reza, F. Badeck, F. W., Mazzucotelli, E., Masterangelo, A. M., Francia, E., Mare, C. Tondelli, A. & Stanca, A. M. (2008). Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crop Research*, 105, 1-14.
- Condon, A. G., Richards, R. A., Rebetzke, G. J. & Farquhar, G. D. (2004). Breeding for high water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2447-2460.
- Ehdaie, B. & Waines, J. G. (1997). Growth and evaporation efficiency in landrace and dwarf spring wheats. *Journal of Genetics and Breeding*, 51, 201-209.
- Izanloo, A., Condon, A. G., Langridge, P., Tester, M. & Schnurbusch, T. (2008). Different mechanism of adaptation to cyclic water stress in two south Australian bread wheat cultivars. *Journal of Experimental Botany*, 59, 3327 - 3346.
- Lilley, J. & Kirkegaard, J. A. (2007). Seasonal variation in the value of subsoil water to wheat-simulation studies in southern NSW. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58, 1115-1128.
- Manickavelu, A., Nadarajan, N., Ganesh, S. K., Gnanamalar, R. P. & Babu, R. C. (2006). Drought tolerance in rice: morphological and molecular genetic consideration. *Plant Growth Regul*, 50, 121-138.
- Manschadi, A. M., Christopher, J., Voil, P. & Hammer, G. L. (2006). The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology*, 33, 823-837.
- Moinuddin, R., Fisher, A., Sayre, K. D. & Reynolds, M. P. (2005). Osmotic adjustment in wheat in relation to grain yield under water deficit environments. *Agronomy Journal*, 97, 1062-1071.
- Nibau, C., Gibbs, D. J. & Coates, J. C. (2008). Branching out in new directions: the control of root architecture by lateral root formation. *New Phytologist*, 179, 595-614.
- Passioura, J. B. (2006). Increasing crop productivity when water is scarce – from breeding to field management. *Agricultural Water Management*, 80, 176-196.
- Reynolds, M. & Toberosa, R. (2008). Translation research impacting on crop productivity in drought-prone environments. *Current Opinion in Plant Biology*, 11, 171-179.
- Reynolds, M., Dreccer, F. & Trethowan, R. (2007). Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *Journal of Experimental Botany*, 58, 177-186.
- Richards, R. A. & Lukacs, Z. (2002). Seedling vigor in wheat-sources of variation for genetic and agronomic improvement. *Australian Journal of Agricultural Research*, 53, 41-50.
- Robin, S., Pathan, M. S., Courtois, B., Lafitte, R., Carandang, S., Lanceras, S., Amante, M., Nguyen, H. T. & Li, Z. (2003). Mapping osmotic adjustment in an advanced back-cross inbred population of rice. *Theor Appl Genet*, 107, 1288-1296.
- Serraj, R. & Sinclair, T. R. (2002). Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell and Environment*, 25, 333-341.

18. Spielmeier, W., Hyles, J., Joaquim, P., Azanza, F., Bonnet, D., Ellis, M. E., Moore, C. & Richards, R. A. (2007). A QTL on chromosome 6A in bread wheat is associated with longer coleoptiles, greater seedling vigor and final plant height. *Theor Appl Genet*, 115, 59-66.
19. Takeda, S. & Matsuoka, M. (2008). Genetic approaches to crop improvement: responding to environmental and population change. *Nature*, 9, 444-457.
20. Teulat, B., Borries, C. & This, D. (2001). New QTLs identified for plant water status, water-soluble carbohydrate and osmotic adjustment in a barley population grown in a growth chamber under two water regimes. *Theor Appl Genet*, 103, 161-170.
21. Teulat, B., This, D., Khairallah, M. & Borries, C. (1998). Several QTLs involved in osmotic-adjustment trait variation in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor Appl Genet*, 96, 688-698.
22. Waines, J. G. & Ehdaie, B. (2007). Domestication and crop physiology: Roots of green revolution wheat. *Annals of Botany*, 100, 991-998.
23. Watt, M., Magee, L. G. & McCully, M. E. (2008). Types, structure and potential for axial water flow in the deepest roots of field-grown cereals. *New Phytologist*, 178, 135-146.