مجله علوم گياهان زراعي ايران
دوره ۴۰، شماره ۳، ۱۳۸۸ (۵۲-۴۱)

تأثير تنش كم آبي، ازدياد دي‌اكسيدكربن و تشعشع ماوراءبنفش بر صفات كمي گندم دوروم (*Triticum turgidum* L. var. Durum Desf.)

حميدرضا بلوچي[۱]، سيد علي محمد مدرس ثانوي[۲]*، يحيي امام[۳] و محسن برزگر[۴]
۱، ۲، دانشجوي دكتري و استاد، دانشكده كشاورزي دانشگاه تربيت مدرس
۳، استاد، دانشكده كشاورزي دانشگاه شيراز
۴، دانشيار، دانشكده كشاورزي دانشگاه تربيت مدرس
(تاريخ دريافت: ۸۶/۳/۷- تاريخ تصويب: ۸۶/۱۲/۱)

چكيده

مطالعة فيزيولوژي ارقام گندم تحت تأثير عوامل تنش‌زاي غيرزنده با هدف بهبود توليد آن در آينده حائز اهميت است. اين پژوهش بصورت فاكتوريل سه عاملي در قالب طرح بلوک كامل تصادفي شامل سطوح آبياري (شاهد و كمبود آب)، ميزان دي‌اكسيدكربن (۴۰۰ و ۹۰۰ ميكرومول بر مول هوا) و سطوح اشعة ماوراءبنفش (**UV-A, B, C**) در ۳ تكرار در گلخانة تحقيقاتي دانشكدة كشاورزي دانشگاه تربيت مدرس تهران در سال ۱۳۸۵، انجام شد. در كل با افزايش شدت تشعشع از سطح **A** به **C** و كمبود آب آبياري عملكرد دانه (از ۱۵۷/۲۷ به ۳۸/۰۵ گرم در مترمربع)، ارتفاع بوته (از ۶۰/۶۹ به ۵۰/۶۹ سانتي‌متر)، محتواي نسبي آب برگ (از ۶۸/۰۰ به ۵۴/۹۰ درصد)، درصد كلروفيل (از ۵۰/۵۳ به ۱۷/۶۲)، ماكزيمم بازده كوانتومي فتوسيستم **II** گندم (از ۰/۵۶۵ به صفر) كاهش و ميزان پرولين (از ۳/۲۸ به ۲۴/۴۶ ميكروگرم در گرم وزن تر برگ) افزايش يافت، ولي تغييرات عملكرد دانه و پرولين گندم تحت تأثير دي‌اكسيد كربن متفاوت بود. در سطوح تشعشع **A**، **B** و **C** و بدون تنش آبي با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن ميزان عملكرد دانه كاهش (از ۱۵۷/۲۷ به ۸۹/۴۸ گرم در متر مربع) و ميزان پرولين (از ۳/۲۸ به ۱۲/۴۵ ميكروگرم در گرم وزن تر برگ) افزايش يافت، ولي در شرايط كمبود آب با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن عملكرد دانه (بطور ميانگين ۹ گرم در متر مربع) افزايش و ميزان پرولين (بطور ميانگين ۵ ميكروگرم در گرم وزن تر برگ) كاهش پيدا كرد. افزايش غلظت **CO2** در شرايط بدون تنش تنها منجر به افزايش رشد رويشي شده و رشد زايشي را كاهش مي‌دهد، درحالي كه در شرايط تنش احتمالاً با بهبود محتواي آب نسبي برگ و كاهش هدايت روزنه‌اي عملكرد را افزايش داد. با توجه به نتايج فوق مي‌توان گفت كه رويداد سه تنش عمدة محيطي در آينده با كاهش توليد كلروفيل و سطح ويژة برگ و كاهش حفاظت گياه در برابر اثرات منفي اين تنش‌ها منجر به كاهش عملكرد و اجزاء عملكرد رقم گندم مورد بررسي خواهد شد.

واژه‌هاي كليدي: اشعة ماوراءبنفش، دي‌اكسيدكربن، تنش خشكي، عملكرد دانه، ماكزيمم بازده كوانتومي فتوسيستم **II**، گندم دوروم.

* نويسنده مسئول: سيد علي محمد مدرس ثانوي تلفن: ۴-۴۴۵۸۰۴۸۱-۰۲۱ E-mail: Modaresa@modares.ac.ir

مقدمه

خشکي یک مشکل گسترده جهاني است که بطور جدي تولید و کیفیت گیاهان زراعي را تحت تأثیر قرار مي‌دهد. بنابراین مطالعة فیزیولوژي گندم تحت تنش خشکي با هدف تولید و اصلاح آن براي مواجهه با عوامل تنش‌زاي زنده و غیرزنده مهم مي‌باشد (Shao et al., 2005). از دیرباز گندم دوروم به صورت آبي و دیم در غرب ایران کشت مي‌شود. تنش آبي شاید مهمترین تنشي باشد که کشاورزان در نواحي مرکزي و غربي ایران با آن روبرو هستند و گندم دوروم در برابر این تنش‌ها متحمل‌تر از گندم نان است (Reeves et al., 1999). پیش‌بیني مي‌شود که غلظت CO_2 جو از ۳۷۰ به ۵۵۰ میکرومول بر مول هوا تا اواسط قرن حاضر افزایش پیدا کند (Ainaworth et al., 2004). به دلیل وجود تفاوت‌ها در مصرف CO_2 در جریان فتوسنتز، گیاهان با مسیر فتوسنتزي سه کربنه اغلب پاسخ رشدي بیشتري را نشان مي‌دهند (Rogers et al., 1997). با کاهش ازون استراتوسفر بطور عمده در نتیجه تنظیم کاهشي ژن‌هاي فتوسنتزي، تورم غشاء تیلاکوئید، تجزیة دیوارة کلروپلاست‌ها، بازدارندگي آنزیم‌هاي فتوسنتزي، کاهش میزان انتقال الکترون و خسارت به فتوسیستم II مشاهده مي‌شود (Correia et al., 2005).

گزارش شده است که تنش خشکي منجر به افزایش غلظت پرولین در برگ مي‌شود و همبستگي مثبت بین سطح مخصوص برگ[1] (SLA) و غلظت پرولین نشان مي‌دهد که برگ‌هاي نازک‌تر توانایي بیشتري براي تجمع پرولین دارند (Slrover & Munduy, 1990). محتواي نسبي آب (RWC)[2]، معرف بسیار خوبي از وضعیت آبي گیاه است که بعنوان یک شاخص انتخاب جهت تحمل به خشکي نیز پیشنهاد شده است (Teulat et al., 1997). Alexieva et al. (2001) گزارش کردند که تیمارهاي UV اثري روي محتواي آب نسبي برگ (RWC) نداشته است. Pessarkli (1999) بیان مي‌دارد که دوام فتوسنتز و حفظ کلروفیل برگ تحت شرایط تنش از جمله شاخص‌هاي فیزیولوژیکي مقاومت به تنش است. بررسي‌ها نشان داد که افزایش غلظت CO_2 تأثیر معني‌داري بر محتواي کلروفیل برگ پرچم در گندم نداشت (Donnelly et al., 2000).

محققان دریافتند که افزایش CO_2 سبب افزایش سرعت تجزیة کلروفیل a و افزایش رشد و عملکرد گندم بهاره تحت تنش خشکي مي‌گردد. تنش خشکي نیز باعث افزایش سرعت تجزیة کلروفیل a مي‌شود و همچنین بیوماس کل اندام هوایي، عملکرد دانه و وزن هزار دانه را کاهش مي‌دهد (Schutz & Fangmeier, 2001). اثر مثبت CO_2 روي عملکرد دانة گندم بیشتر به دلیل افزایش تعداد سنبله و دانه در سنبله است (Fangmeier, 1996). همچنین با افزایش تشعشع فرابنفش کاهش میزان کلروفیل به دلیل ممانعت از سنتز آن‌ها و یا تخریب پیش ماده‌هاي این رنگیزه‌ها اتفاق مي‌افتد (Agrawal, 1992). Nagues & Baker (2000) همچنین دریافتند که اشعة UV در طول تیمار خشکي اثر معني‌داري روي رشد، روابط آبي برگ و فعالیت‌هاي فتوسنتزي گیاه ندارد. براي بررسي کارائي سیستم نوري II فتوسنتز و نشان دادن اثرات مستقیم یا غیر مستقیم تنش‌هاي محیطي بر عملکرد سیستم نوري II پارامتر Fv/Fm ماکزیمم بازده کوانتومي فتوسیستم II یا نسبت محصول فلورسانس متغیر به حداکثر در برگ‌هاي سازگار یافته با تاریکي محاسبه مي‌شود. Nagues & Baker (2000) همچنین هیچ تغییر معني‌داري در Fv/Fm در بین تیمارهاي UV در معرض خشکي کوتاه مدت مشاهده نکردند. اما در بلند مدت این نسبت کاهش یافت. تغییرات عمده‌اي در RWC گیاهان در معرض UV و خشکي کوتاه مدت دیده نشد اما در خشکي بلند مدت و اشعه این میزان تا حدود ۷۰ درصد کاهش یافت. در مطالعات مزرعه‌اي (Petropoulou et al., 1995; Teramura et al., 1990) و محیط‌هاي کنترل شده (Balakumar et al., 1993) مشاهده شد که اثر متقابل بین UV و تنش آبي وجود دارد. نتایج آزمایش (Sullivan, 1997) روي اثرات ترکیبي CO_2 و UV، نشان مي‌دهد که افزایش اشعة UV تحریک رشدي القا شده توسط افزایش CO_2 را خنثي مي‌کند. Sullivan (1997) مشخص کرد که نسبت سطح به وزن برگ (SLA) با افزایش UV در هر دو سطح CO_2 کاهش مي‌یابد. همچنین سطح برگ با افزایش CO_2 زیاد شده در حالي که با افزایشUV این فاکتور کاهش (۶۲ درصد) مي‌یابد (Tosserams et al., 2001).

هدف از این تحقیق، بررسي صفات کمي گندم دوروم تحت تأثیر افزایش دي‌اکسیدکربن، اشعة ماوراءبنفش و

1. Specific Leaf Area
2. Relative Water Content

كمبود آبياري مي‌باشد. از آنجا كه تا كنون در ايران و جهان هيچ تحقيقي روي اثر متقابل سه تنش محيطي عمده (خشكي، UV و CO_2) كه آينده غذايي بشر را تحت تأثير قرار مي‌دهند بطور همزمان انجام نشده است، تحقيق بر روي اين موضوع بسيار ضروري به نظر مي‌رسد.

مواد و روش‌ها

آزمايش در گلخانه‌اي تحقيقاتي واقع در دانشكدة كشاورزي دانشگاه تربيت مدرس تهران در شرايط كنترل شدة دما (۲۵/۲۰°C دماي روز و شب) و رطوبت (۲۰-۲۵٪) موقعيت ۵۱ درجه و ۸ دقيقه‌ي طول جغرافيايي و ۳۵ درجه و ۴۳ دقيقه‌ي عرض جغرافيايي و با ارتفاع ۱۲۱۵ متر از سطح دريا طي سال ۱۳۸۵ اجرا گرديد. اين تحقيق بر اساس آزمايش فاكتوريل در قالب طرح بلوك‌هاي كامل تصادفي در ۳ تكرار انجام شد كه دو سطح تنش آبي (آبياري معمولي يا عدم تنش خشكي، آبياري به ميزان ۶۰٪ ظرفيت مزرعه) به عنوان عامل اول، دو سطح غلظت گاز دي‌اكسيدكربن ۴۰۰ (غلظت موجود در طبيعت) و ۹۰۰ ميكرو مول بر مول هوا به عنوان عامل دوم و سه سطح اشعة ماوراءبنفش (UV-A, B, C) به عنوان عامل سوم تعيين گرديد.

بر اساس اين طرح گندم دوروم رقم آريا كه از ژرم‌پلاسم‌هاي بخش تحقيقات غلات موسسة تحقيقات اصلاح و تهيه و نهال بذر كرج تهيه گرديده بود در كرت‌هايي با ابعاد ۱×۲ متر و در ۴ خط با فاصلة خطوط ۲۰ سانتي‌متر با تراكم ۴۰۰ بوته در مترمربع، در تاريخ ۱۳۸۵/۱۲/۳۰ كشت شد. تيپ رشد گندم آريا بهاره بوده و ظرفيت توليد و عملكرد بالايي داشته و زودرس مي‌باشد. اين رقم به خوابيدگي و ريزش دانه مقاوم و ظرفيت كودپذيري مطلوبي دارد. زمين گلخانه در سال قبل زير كشت گياه گلرنگ بود. آفات، بيماري و علف هرز قابل توجهي در گلخانه در دورة زندگي گياه مشاهده نشد. در طول دورة رشد كلية عمليات وجين و كوددهي (۱۰۰ كيلوگرم در هكتار سوپرفسفات تريپل و ۱۰۰ كيلوگرم اوره در هكتار به صورت پيش كاشت) انجام گرديد. آزمون خاك جهت تعيين ظرفيت زراعي انجام شد (جدول ۱).

تمامي كرت‌هاي آزمايشي تا انتهاي مرحلة ساقه رفتن به طور يكسان و همزمان آبياري شدند. از ابتداي سنبله رفتن تا آخر گلدهي در حاليكه تيمار شاهد در حد ظرفيت زراعي آبياري شد، تيمار تنش خشكي با تغيير ميزان آب آبياري توسط كنتور طوري تنظيم شد كه رطوبت خاك به ۶۰ درصد ظرفيت زراعي برسد. در اين دوره براي اعمال تيمار اشعة ماوراءبنفش از لامپ‌هاي زير با دوره‌هاي روزانه ۶۰ دقيقه‌اي (ساعت ۱۳:۰۰-۱۴:۰۰) با طول موج معين استفاده شد (UV-C Philips TUV 30W/G30T8; UV-B Philips 40W/12). براي تيمار UV-A از لامپ استفاده نشد، در اصل اين تيمار، تيمار شاهد مي‌باشد زيرا اين طول موج بطور طبيعي در طبيعت وجود دارد و توسط لاية ازون جذب نمي‌گردد (Nogues & Baker, 2000). لامپ‌ها در ۵۰ سانتي‌متري بالاي گياه قرار گرفته و با افزايش ارتفاع گياه ارتفاع لامپ‌ها، ۵۰ سانتي‌متر تا گياه حفظ شد.

جدول۱- آزمون تجزية خاك مورد آزمايش

عمق نمونه (سانتي‌متر)	بافت خاك			نوع بافت	درصد وزني رطوبت	
	رس (%)	سيلت (%)	شن (%)		ظرفيت زراعي (%)	نقطة پژمردگي دائم (%)
۰-۲۰	۱۳	۱۹	۶۸	شني ـ لومي	۱۲/۶	۷/۰
۲۰-۴۰					۱۴/۸	۸/۲

همزمان با اعمال تنش خشكي و UV، ميزان غلظت گاز CO_2 نيز به ميزان ppm ۹۰۰ افزايش يافت. براي اعمال تيمار CO_2 روي كرت‌هاي مزبور يک چهارچوب قرار داده و با پلاستيک دور آن پوشانده شد سپس با گاز CO_2 و به كمک حسگر الكترونيكي (ساخت كارخانة Testo آلمان) غلظت درون هر كرت به ميزان‌هاي مورد نظر رسيد. جهت ايجاد شرايط يكسان براي تمام كرت‌ها از چهارچوب و پلاستيک استفاده شد.

براي تعيين محتواي نسبي آب برگ قطعات دو سانتي‌متري از قسمت مياني برگ پرچم تهيه و وزن تر آن‌ها اندازه‌گيري شد. اين قطعات به منظور تعيين وزن تورژسانس (اشباع) به مدت ۲۴ ساعت در دماي ۴ درجة سانتي‌گراد در تاريكي در داخل آب مقطر قرار داده شدند. سپس نمونه‌ها از آب خارج و توسط كاغذ خشک‌كن قطرات آب روي آن خشک گرديد و بلافاصله وزن اشباع آن اندازه‌گيري شد در پايان وزن خشک (آون ۸۰ درجه سانتي‌گراد به مدت ۲۴ ساعت) آن‌ها نيز تعيين و ميزان RWC از طريق رابطة زير بدست آمد (Ritchie et al., 1990).

وزن خشک- وزن) / (وزن خشک- وزن تر)} =%RWC
{(تورژسانس ۱۰۰ ×}

کلروفیل کل برگ به عنوان یک واکنش کوتاه مدت به تنش و معیاري از توان حفظ قدرت منبع در شرایط تنش توسط دستگاه کلروفیل‌متر (Chlorophyll Meter, Minolta, SPAD-520, Japan) اندازه‌گیري شد.

براي سنجش محتواي پرولین بعنوان ترکیبات اسمزي آلي در واکنش میان مدت به تنش از روش Bates (1973) استفاده شد. در این روش محتواي پرولین ۰/۴ گرم برگ پرچم (نگهداري شده در فریزر) وزن شد و سپس مقدار ۱۰ میلي‌لیتر اسید سولفوسالیسیلیک ۳٪ به آن اضافه و بطور کامل در هاون ساییده شد تا به صورت هموژنیزه درآید. عصاره حاصل با استفاده از کاغذ صافي واتمن شماره ۱ صاف و در داخل لوله‌هاي آزمایش جمع‌آوري گردید. به ۲ میلي‌لیتر از عصاره صاف شده فوق ۲ میلي‌لیتر اسید استیک گلاسیال و ۲ میلي‌لیتر اسید ناین هیدرین اضافه شد. محلول حاصل به مدت یک ساعت در حمام آب (بن‌ماري) با دماي ۱۰۰ درجة سانتي‌گراد قرار گرفته، پس از آن براي پایان دادن واکنش، لوله‌هاي آزمایش در داخل یک بستر یخي گذاشته شد و ۴ میلي لیتر تولوئن به هر لوله اضافه گردید. محلول‌ها به مدت ۱۵-۲۰ ثانیه توسط دستگاه شیکر، مخلوط شدند و پس از آن قسمت رویي و رنگي حاوي تولوئن از قسمت مایع بیرون کشیده شد. غلظت پرولین نمونه‌ها با استفاده از اسپکتروفتومتر و به کمک غلظت‌هاي مشخص پرولین خالص در منحني استاندارد به عنوان شاهد در طول موج ۵۲۰ نانومتر بر حسب میکروگرم بر میلي‌لیتر عصاره محاسبه گردید. نمونة شاهد (بلانک) حاوي تولوئن خالص است. معرف ناین هیدرین (اسید ناین هیدرین) با استفاده از ۱/۲۵ گرم ناین هیدرین، ۳۰ میلي‌لیتر اسید استیک گلاسیال و ۲۰ میلي‌لیتر اسید فوسفوریک ۶ مولار و با گرم کردن تدریجي توسط شیکرهاي مگنت‌دار حرارتي ساخته شد. در این آزمایش لوله‌هاي دربدار مورد استفاده قرار گرفت و در تاریکي و دماي یخچال نگهداري گردید. همچنین به علت سمیت فوق‌العاده معرف ناین هیدرین، رعایت نکات ایمني کاملاً ضروري است. غلظت پرولین از طریق منحني استاندارد تعیین شد.

براي تهیة استانداردهاي پرولین، با استفاده از پرولین خالص جامد بر اساس وزن مولکولي آن (۱۱۵ گرم بر مول)، ۰/۰۱۱۵۱۳ گرم پرولین خالص را در ۱۰۰ میلي‌لیتر آب مقطر حل کرده و بدین صورت یک محلول ۱۰۰۰ ppm (میلي‌گرم بر میلي‌لیتر) به عنوان محلول مادر تهیه گردید. از این محلول غلظت‌هاي ۵ ppm، ۱۰، ۲۰، ۴۰، ۶۰، ۸۰ و ۱۰۰ پرولین خالص تهیه کرده و از هرکدام ۲ میلي‌لیتر جدا و به آن‌ها ۲ میلي‌لیتر اسید استیک گلاسیال و ۲ میلي‌لیتر اسید ناین هیدرین اضافه و مراحل مثل قبل انجام شد. در نهایت غلظت پرولین بر اساس رابطة زیر بدست آمد:

(میلي‌لیتر تولوئن×میکروگرم پرولین برمیلي‌لیتر)= (۵/گرم نمونه) ×۱۱۵/۱۳میکروگرم بر میکرومول)/ میکرومول پرولین بر گرم وزن تر برگ

براي بررسي کارائي سیستم نوري II فتوسنتز و نشان دادن اثرات مستقیم یا غیر مستقیم تنش‌هاي محیطي بر عملکرد سیستم نوري II از دستگاه فلورومتر (PAM-2000, H WalsGmbH, Effeltrich, Germany) استفاده شد. با این دستگاه پارامتر Fv/Fm ماکزیمم بازده کوانتومي فتوسیستم II یا نسبت محصول فلورسانس متغیر به حداکثر در برگ‌هاي سازگار یافته با تاریکي محاسبه شد که در این نسبت Fm: حداکثر فلورسانس حاصله از مرکز واکنش چرخه‌اي فتوسنتز، Fv: تغییرات فلورسانس یعني Fm-F0 و F0: فلورسانس حاصله در زمان صفر، بلافاصله پس از تابش نور مي‌باشد.

ارتفاع بوته با اندازه‌گیري فاصلة طوقه تا ابتداي سنبله بدست آمد. در پایان عملکرد و اجزاي عملکرد شامل تعداد سنبله یا پنجة بارور, تعداد دانه در هر سنبله و وزن هزار دانه در تیمارهاي مختلف در یک مترمربع اندازه‌گیري شد. سطح ویژة برگ پرچم از تقسیم مساحت برگ به وزن خشک آن بدست آمد (Skriver & Munduy, 1990; Tosserams et al., 2001).

تجزیة واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماري SAS انجام گرفت (SAS Institute Inc., 1997). مقایسة میانگین داده‌ها نیز با استفاده از آزمون چند دامنه‌اي دانکن در سطح ۵٪ صورت گرفت (Steel et al., 1998).

نتایج و بحث

تجزیة واریانس صفات کمي گندم دوروم (ماکاروني) تحت تأثیر تنش‌هاي کمبود آب، اشعة ماوراء بنفش و

افزايش دي‌اكسيدكربن نشان داد كه تغييرات تشعشع فرابنفش بر ارتفاع گياه، محتواي نسبي آب برگ، درصد كلروفيل، ماكزيمم بازده كوانتومي فتوسيستم II (نسبت تغييرات به ماكزيمم فلورسانس كلروفيل) و عملكرد و اجزاي عملكرد (به جز تعداد سنبله در مترمربع) و پرولين اثر معني‌داري در سطح احتمال ۱ درصد داشت (جدول۲). تغيير شدت اشعة فرابنفش بر تعداد پنجة بارور، سطح مخصوص برگ پرچم و تعداد سنبله در مترمربع اثر معني‌داري نداشت (جدول ۲).

با افزايش شدت اشعة فرابنفش از سطح A به C صفات ارتفاع گياه، محتواي نسبي آب برگ، درصد كلروفيل، ماكزيمم بازده كوانتومي فتوسيستم II (نسبت تغييرات به ماكزيمم فلورسانس كلروفيل) و عملكرد و اجزاي عملكرد (بجز تعداد سنبله در مترمربع) بطور معني‌داري كاهش يافتند. بطوري‌كه كمترين ارتفاع گياه با ۵۱/۹۲ سانتي‌متر، سطح ويژة برگ پرچم با ۱۰۷/۷۶ سانتي‌مترمربع بر گرم، محتواي نسبي آب با ۵۴/۹ ٪، ميزان كلروفيل با ۱۸/۵ ٪، وزن هزار دانه با ۱۶/۶۲ گرم و تعداد دانه در سنبله با ۱۳/۴۱ دانه به سطح تابش فرابنفش C متعلق بود (جدول۳). در اين مطالعه سطوح تشعشع فرابنفش B و C بر ارتفاع گياه، سطح مخصوص برگ پرچم و وزن هزار دانه اثر يكساني داشتند و تغيير معني‌داري بين اين دو سطح تشعشع روي اين صفات ديده نشد (جدول ۳).

محل‌هاي هدف UV در گياهان شامل پروتئين‌ها، غشاهاي زيستي، رنگدانه‌هاي فتوسنتزي، فتوسيستم‌هاي نوري، هورمون‌هاي گياهي و DNA مي‌باشند (Krizek et al., 1998; Ormord & Hale, 2000). اشعة UV باعث توليد راديكال‌هاي آزاد اكسيژن مي‌شود كه منجر به واكنش‌هاي پراكسيداسيون لپيدها مي‌گردد و ميزان اتيلن موجود در گياه را افزايش مي‌دهد. افزايش اتيلن باعث كاهش رشد طولي و تحريک رشد شعاعي مي‌شود (Krizek et al., 1998). كاهش ارتفاع گياه ممكن است منعكس كنندة پاسخ‌هاي نورگرايي يا فتومورفوژنيک گياه به اشعة UV جذب شده توسط گيرنده‌هاي UV باشد (Ballare et al., 1995). ديگر مكانيسم بالقوه براي بازدارندگي رشدي توسط اشعة UV كاهش يا تخريب هورمون اكسين و تشكيل مواد بازدارندة رشدي بر عليه اكسين مي‌باشد (Tosserams et al., 2001). احتمالا اين مكانيسم‌ها منجر به كاهش غالبيت انتهايي و نمو اندام‌هاي هوايي اضافي روي گياه مي‌گردند. Hopkins et al. (2002) گزارش دادند كه UV منجر به توقف توسعه و تقسيم سلولي در گندم مي‌شود.

Nasibi et al. (2003) گزارش كردند كه با تيمار UV وزن خشک برگ افزايش و سطح برگ كاهش يافته‌است. برگ‌هايي كه تحت تيمار UV قرار مي‌گيرند كوچک، ضخيم، سنگين و داراي رشد ناهماهنگ مي‌شوند. در مطالعات قبلي گزارش شده است كه كاهش سطح برگ در تيمارهاي UV به خصوص UV-B نتيجة تغيير در سرعت و ميزان تقسيم و گسترش سلولي است. تابش UV-B باعث كاهش سلول‌هاي در حال ميتوز مي‌گردد و از

جدول ۲- تجزية واريانس صفات كمي گندم دوروم تحت تنش تركيبي كم آبي، ازدياد دي‌اكسيد كربن و تشعشع ماوراءبنفش

منابع تغيير	درجة آزادي	ميانگين مربعات									
		ارتفاع	تعداد پنجة بارور	سطح ويژة برگ پرچم	محتواي نسبي آب برگ	درصد كلروفيل	Fv/Fm	تعداد سنبله در متر مربع	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه	عملكرد در متر مربع	پرولين
تكرار	۲	۱۴/۷۱^{ns}	۰/۱۱۱^{ns}	۴۳/۵۶^{ns}	۸/۸۴^{ns}	۲/۳۵^{ns}	۰/۰۰۰۸^{ns}	۲۸۳۵/۰۳^{ns}	۴/۷۵^{ns}	۱۳/۷۹^{ns}	۶۰/۹۹^{ns}	۰/۳۴۹^{ns}
تشعشع	۲	۱۸۹/۱۹**	۰/۱۱۱^{ns}	۶۳۹/۵۱^{ns}	۶۱۰/۲۱**	۲۱۱۲/۴۶**	۰/۶۸۱۱**	۲۰۶۳/۱۹^{ns}	۴۳/۵۸**	۲۵/۶۷**	۳۸۶۹/۲۷**	۶۰/۱۶**
دي‌اكسيد كربن	۱	۱۶۰/۴۴**	۰/۱۱۱^{ns}	۱۹۴۵/۵۴**	۳۴۱/۸۲**	۷/۷۵^{ns}	۰/۰۱۳۱**	۳۸۰/۲۵^{ns}	۶/۲۵^{ns}	۱/۲۱^{ns}	۱۴۳/۰۰^{ns}	۱/۲۷ ^{ns}
كم آبي	۱	۹۰۰**	۰/۰۰^{ns}	۶۶۶۵/۳۶**	۴۹/۵۹^{ns}	۵۱۷/۵۶**	۰/۱۳۹۶**	۴۷۵۹۶/۶**	۱۲۴/۶۹**	۸۲/۸۱**	۲۹۲۲۶/۷**	۱۶۰۱/۴۵**
تشعشع × دي‌اكسيد كربن	۲	۱/۶۹^{ns}	۰/۱۱۱^{ns}	۳۶۲/۱۷^{ns}	۲/۶۲ ^{ns}	۱۴/۷۹^{ns}	۰/۰۱۴۵**	۲۳۸۰/۰۸^{ns}	۴/۰۸^{ns}	۲/۱۳^{ns}	۲۶۶/۷۲**	۴/۶۳**
تشعشع × كم آبي	۲	۳۳/۵۸^{ns}	۰/۰۰^{ns}	۱۳۰/۵۸^{ns}	۰/۹۵^{ns}	۹۶/۰۲**	۰/۰۳۷۰**	۳۲۰۷/۶۹^{ns}	۱۰/۱۹^{ns}	۰/۴۲۵^{ns}	۱۴۸/۴۵*	۲/۱۶ ^{ns}
دي‌اكسيد كربن × كم آبي	۱	۱۰/۰۳^{ns}	۰/۰۰^{ns}	۱۲۸/۱۰^{ns}	۱/۰۷^{ns}	۲/۱۰^{ns}	۰/۰۰۰۲^{ns}	۱۱۴۴/۶۹^{ns}	۵۶/۲۵**	۱/۰۰^{ns}	۱۸۰۲/۷۱**	۲۳۱/۰۶**
تشعشع × دي‌اكسيد كربن× كم آبي	۲	۳/۵۲^{ns}	۰/۰۰^{ns}	۳۳/۰۸^{ns}	۷/۳۷^{ns}	۳/۰۳^{ns}	۰/۰۰۰۸^{ns}	۶۲۸/۶۹^{ns}	۱۸/۵۸^{ns}	۰/۱۱۱^{ns}	۲۷۷/۶۲**	۱۳/۳۲**
خطاي آزمايش	۲۲	۱۷/۱۲	۰/۰۵۰	۱۹۰/۸۷	۱۸/۵۶	۶/۰۷	۰/۰۰۰۶	۳۰۳۲/۵۴	۶/۰۵	۴/۲۰	۴۲/۷۹	۰/۶۷۱
ضريب تغييرات (درصد)		۷/۴۳	۲۱/۲۹	۱۱/۹۹	۶/۸۳	۷/۳۸	۹/۲۶	۱۹/۰۸	۱۵/۷۹	۱۱/۳۳	۷/۶۴	۶/۴۴

$^{n.s}$ ، * و ** به ترتيب عدم اختلاف معني‌دار، معني‌دار در سطح احتمال ۵% و ۱%.

جدول ۳- مقايسة ميانگين برخي از صفات کمي گندم دوروم تحت تأثير تيمارهاي کمبود آب، افزايش دي‌اکسيدکربن و اشعة ماوراءبنفش

تيمار	سطح	ارتفاع بوته (سانتي‌متر)	Fv/Fm	سطح ويژة برگ (سانتي‌مترمربع/ گرم)	محتواي آب نسبي (درصد)	درصد کلروفيل	تعداد سنبله در مترمربع	وزن هزار دانه (گرم)	تعداد دانه در سنبله
اشعة ماوراءبنفش	UV-A	۵۹/۸۳a	۰/۴۵۸a	۱۲۲/۳۵a	۶۸/۰۰a	۴۴/۰۰a	۲۹۶/۲۵a	۱۹/۵۴a	۱۷/۰۰a
	UV-B	۵۵/۳۳b	۰/۳۴۱b	۱۱۵/۴۵ab	۶۶/۳۵a	۳۷/۶۱b	۲۹۵/۸۳a	۱۸/۱۱ab	۱۶/۳۳a
	UV-C	۵۱/۹۲b	۰/۰۰۰c	۱۰۷/۷۶b	۵۴/۹۰b	۱۸/۵۰c	۲۷۳/۳۳a	۱۶/۶۲b	۱۳/۴۱b
دي‌اکسيد کربن	۴۰۰ (ppm)	۵۳/۵۸b	۰/۲۸۶a	۱۲۲/۵۴a	۶۶/۱۶a	۳۲/۹۰a	۲۸۵/۲۲a	۱۷/۹۱a	۱۶/۰۰a
	۹۰۰ (ppm)	۵۷/۸۱a	۰/۲۴۷b	۱۰۷/۸۴b	۶۰/۰۰b	۳۳/۸۳a	۲۹۱/۷۲a	۱۸/۲۷a	۱۵/۱۷a
کم آبي	شاهد	۶۰/۶۹a	۰/۳۲۹a	۱۲۸/۷۹a	۶۴/۲۶a	۳۷/۱۶a	۳۲۴/۸۳a	۱۹/۶۱a	۱۷/۴۴a
	کمبود آب	۵۰/۶۹b	۰/۲۰۴b	۱۰۱/۵۸b	۶۱/۹۱a	۲۹/۵۸b	۲۵۲/۱۱b	۱۶/۵۷b	۱۳/۷۲b

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانکن ($P\leq0.05$) اختلاف معني‌داري ندارند.

طرفي زمان تقسيم سلولي را کم مي‌کند بنابراين سلول‌ها فرصت گسترش و طويل شدن نمي‌يابند و اين امر باعث مي‌شودکه توده‌هايي از سلول‌هاي گسترش نيافته به وجود آيند و سطح برگ کم شده و برگ‌ها سنگين شوند (Hopkins et al., 2002; Krizek et al., 1998).

نتايج تجزية واريانس در مورد ارتفاع گياه، سطح مخصوص برگ پرچم، محتواي نسبي آب و نسبت فلورسانس متغير به حداکثر فلورسانس نشان داد که افزايش غلظت دي‌اکسيدکربن اثر معني‌داري در سطح احتمال ۱ درصد روي صفات ذکر شده دارد (جدول ۲).

افزايش غلظت دي‌اکسيدکربن از ۴۰۰ به ۹۰۰ ppm موجب کاهش ۱۴ درصدي نسبت فلورسانس متغير به حداکثر فلورسانس، ۱۲ درصدي سطح ويژة برگ پرچم و محتواي نسبي آب برگ به ميزان ۶ درصد گرديد. اين درحالي است که افزايش غلظت دي‌اکسيدکربن منجر به افزايش ۷ درصدي ارتفاع گياه شد (جدول ۳).

Sullivan (1997) گزارش کرد که CO_2 افزايش يافته، بطور معني‌داري سرعت فتوسنتز خالص و شاخص سطح برگ و وزن خشک برگ را افزايش داد، اما اثر معني‌داري روي مقاومت روزنه، سرعت تعرق، سطح برگ و ارتفاع گياه و بيوماس کل يا عملکرد دانه نداشت. او نشان داد که نسبت سطح به وزن برگ (SLA) با افزايشUV در هر دو سطح CO_2 کاهش مي‌يابد. همچنين مشاهده کردند که تغييرات غلظت دي‌اکسيدکربن اثر معني‌داري بر تعداد پنجة بارور، درصد کلروفيل، پرولين و اجزاء عملکرد گندم دوروم نداشت (جدول ۲).

کمبود آب اثر معني‌داري در سطح احتمال ۱ درصد بر ارتفاع گياه، سطح ويژة برگ پرچم، درصد کلروفيل برگ، نسبت فلورسانس متغير به حداکثر فلورسانس و اجزاء عملکرد دارد(جدول۲). کمبود آب هيچگونه اثر معني‌داري روي تعداد پنجة بارور، محتواي نسبي آب برگ گندم دوروم نداشت (جدول ۲).

افزايش شدت تنش خشکي کاهش معني‌داري در کلية اين صفات نشان داد و به اين ترتيب منجر به کاهش ۱۶ درصدي ارتفاع گياه، ۲۱ درصدي سطح ويژة برگ پرچم، ۸ درصدي کلروفيل برگ، ۳۸ درصدي نسبت فلورسانس متغير به حداکثر فلورسانس گرديد (جدول ۳). کمبود آب همچنين منجر به کاهش تعداد سنبله در مترمربع (۲۲ درصد)، وزن هزار دانه (۱۶ درصد) و تعداد دانه در سنبله (۲۳/۵ درصد) شد (جدول ۳).

به نظر مي‌رسد از جمله تغييراتي که در نتيجه تنش خشکي حاصل مي‌شود، کاهش سطح برگ و افزايش ضخامت برگ است (Pessarkli, 1999). در ميان سازش‌هاي گياهي مرتبط با تنش خشکي تغييرات سطح برگ اهميت ويژه‌اي دارد. در مناطق خشک برگ‌هاي کوچکتر و ضخيم‌تر از طريق کاهش سطح تبخير تلفات آب را کاهش مي‌دهند و به بهبود روابط آبي کمک مي‌کنند. Nogues et al. (1998) گزارش کردند که تغييرات عمده‌اي در محتواي نسبي آب گياهان در معرض UV و خشکي کوتاه مدت ديده نشد اما در خشکي بلند مدت و اشعه اين ميزان تا حدود ۷۰ درصد کاهش يافت. Alexieva et al. (2001) گزارش کردند که افزايش UV پارامترهاي رشد ازقبيل ارتفاع گياه، وزن تازه و خشک را کاهش مي‌دهد اما اثر معني‌داري روي سطح برگ و RWC ندارد که اين گزارش با نتايج حاصل از آزمايش جاري مطابقت دارد. در تنش خشکي وزن تازه و خشک و RWC کاهش مي‌يابد اما اثر معني‌داري روي ارتفاع گياه و سطح برگ ندارد. زماني‌که تنش خشکي و UV با هم به کار مي‌روند، در مقايسه با اثرات مخرب هر کدام از تنش‌ها، اثرات توأم تنش‌ها کمتر مي‌باشد. همچنين آنزيم‌هاي

آنتي‌اكسيدانت نيز با كاربرد هر دو تيمار كمتر افزايش مي‌يابند. Alexieva et al. (2001) گزارش كردند كه تيمار UV منجر به كم شدن محتواي كلروفيل شد.

اثر متقابل تشعشع ماوراءبنفش و دي‌اكسيدكربن در سطح احتمال ۱ درصد بر نسبت فلورسانس متغير به حداكثر فلورسانس برگ معني‌دار بود و اين دو عامل هيچگونه اثر متقابل معني‌داري بر ساير صفات كمي (به جز عملكرد دانه و پرولين) مورد بررسي نشان ندادند (جدول۲). با افزايش شدت تشعشع فرابنفش از سطح A به C و افزايش غلظت گاز دي‌اكسيدكربن از ۴۰۰ به ۹۰۰ppm ميزان نسبت فلورسانس متغير به حداكثر فلورسانس برگ كاهش معني‌داري را نشان داد (جدول۴).

همچنين نتايج نشان مي‌دهد كه در سطح تشعشع فرابنفش B با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن ميزان نسبت فلورسانس متغير به حداكثر فلورسانس برگ ۳۰ درصد كاهش يافت. اين در حالي است كه تغيير غلظت دي‌اكسيدكربن در سطوح ديگر اشعة ماوراءبنفش (A و C) تأثير معني‌داري بر ميزان نسبت فوق نداشت (جدول ۴).

اگرچه نتايج برخي از مطالعات پيشنهاد مي‌كنند كه اشعة UV ممكن است ظرفيت فتوسنتزي را در غلظت‌هاي بالاي CO_2 كاهش دهد، مكانيزمي براي اين اثرات متقابل مشاهده شده هنوز بدست نيامده است (Teramura et al., 1990; Ziska & Teramura, 1992). Tosserams et al. (2001) هيچ اثر متقابلي را بين CO_2 و UV روي پارامترهاي فتوسنتزي پيدا نكردند، و اين با نتايج سوليوان كه اثرات CO_2 و UV را از هم مستقل مي‌دانستند موافقت دارد (Sullivan, 1997; Tosserams et al., 2001).

جدول۴- مقايسة ميانگين اثر متقابل اشعة ماوراء بنفش و دي‌اكسيدكربن بر نسبت فلورسانس متغير به حداكثر فلورسانس برگ گندم دوروم

اشعة ماوراءبنفش	دي اكسيدكربن (ppm)	Fv/Fm
UV-A	۴۰۰	۰/۴۵۷a
	۹۰۰	۰/۴۶۱a
UV-B	۴۰۰	۰/۴۰۰b
	۹۰۰	۰/۲۸۲c
UV-C	۴۰۰	۰/۰۰۰d
	۹۰۰	۰/۰۰۰d

اعداد با حروف مشابه در ستون بر اساس آزمون دانكن ($P\leq0.05$) اختلاف معني‌داري ندارند.

در اين مطالعه درصد كلروفيل و ميزان نسبت فلورسانس متغير به حداكثر فلورسانس (در سطح ۱٪) و عملكرد گندم دوروم (در سطح ۵٪) بطور معني‌داري تحت تأثير متقابل اشعة ماوراءبنفش و كمبود آب قرار گرفتند (جدول۲). بطوري‌كه با افزايش شدت اشعة ماوراءبنفش و كمبود آب درصد كلروفيل و ميزان نسبت فلورسانس متغير به حداكثر فلورسانس كاهش معني‌داري يافتند (جدول۵). همچنين در هر يک از سطوح اشعة ماوراءبنفش (بجز UV-C) با كمبود آب كاهش معني‌داري در درصد كلروفيل و ميزان نسبت تغييرات به ماكزيمم فلورسانس برگ ديده شد (جدول ۵).

ميزان كلروفيل برگ در سطح تشعشع فرابنفش A و بدون تنش آبي داراي بيشترين درصد كلروفيل به ميزان ۵۰/۵۳٪ بود و كمترين ميزان كلروفيل در سطح تشعشع فرابنفش C و تنش آبي به ميزان ۱۷/۶۲٪ مشاهده شد (جدول ۵).

كمبود آب سبب آسيب به رنگدانه‌ها و پلاستيدها مي‌گردد. محتواي كلروفيل نيز تحت تنش كاهش مي‌يابد (Castrillo & Turujillo, 1994). حفظ غلظت كلروفيل تحت تنش به ثبات فتوسنتز در اين شرايط كمک مي‌كند. به نظر مي‌رسد كه كاهش غلظت كلروفيل تحت تنش بواسطة اثر كلروفيلاز (Majumdar et al., 1991)، پراكسيداز و تركيبات فنلي و در نتيجه تجزية كلروفيل باشد (Ashraf et al., 1994). همچنين كاهش ميزان كلروفيل به دليل ممانعت از سنتز آن‌ها و يا تخريب پيش ماده‌هاي اين رنگيزه‌ها اتفاق مي‌افتد (Agrawal, 1992). تابش UV-B باعث فتواكسيژناسيون غير آنزيمي كلروفيل نيز مي‌گردد (Agrawal, 1992). علاوه بر اين افزايش سطح اتيلن در اثر پراكسيداسيون ليپيد يكي ديگر از دلايل كاهش كلروفيل است، زيرا اتيلن تخريب كلروفيل را تشديد مي‌كند (Zhang & Kirkham, 1996). همچنين ژن‌هاي سنتز كنندة كلروفيل در اثر برخورد UV به شدت آسيب مي‌بينند و اين نيز دليل ديگر كاهش كلروفيل است كه در بعضي مطالعات گزارش شده است. مطالعات مختلف الگوي پايداري از ميزان كلروفيل در پاسخ به UV نمي‌دهد، براي مثال در سويا اين ميزان كاهش يافت، كه با نتايج تحقيق جاري مطابقت دارد. اما در ذرت، لوبيا، جو و تربچه افزايش يافت. بنابراين تغيير در اين نسبت بر

سازگاري دلالت ندارد، اما مشخص مي‌كند كه گياهان به تنش پاسخ داده‌اند (Smith et al., 2000).

جدول ۵- مقايسة ميانگين درصد كلروفيل و نسبت فلورسانس متغير به حداكثر فلورسانس گندم دوروم تحت تأثير تيمارهاي افزايش اشعة ماوراءبنفش و تنش كمبود آب

اشعة ماوراءبنفش	آبياري	درصد كلروفيل	Fv/Fm
UV-A	شاهد	۵۰/۵۳a	۰/۵۶۵a
	كمبود آب	۳۷/۴۷c	۰/۳۵۲c
UV-B	شاهد	۴۱/۵۷b	۰/۴۲۱b
	كمبود آب	۳۳/۶۵d	۰/۲۶۱d
UV-C	شاهد	۱۹/۳۸e	۰/۰۰۰e
	كمبود آب	۱۷/۶۲e	۰/۰۰۰e

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانكن ($P\leq0.05$) اختلاف معني‌داري ندارند.

نسبت فلورسانس متغير به حداكثر فلورسانس با افزايش سطح شدت تشعشع و تنش آب كاهش معني‌داري يافت بطوري كه در سطح تشعشع C و كمبود آب نسبت تغييرات به ماكزيمم فلورسانس برگ ۱۰۰ درصد كاهش يافت و بيشترين نسبت تغييرات به ماكزيمم فلورسانس برگ در سطح تشعشع A و بدون تنش آبي به ميزان ۰/۵۶۵ ديده شد (جدول ۵).

الگوي تغييرات در پارامترهاي فلورسانس كلروفيلي بين محيط‌هاي آبي و ديم با افزايش سن گياه هم جهت بودند، يعني ميانگين مقادير Fv/Fm با پير شدن گياه يا در محيط‌هاي خشكتر كاهش يافت (Arraus et al., 1998). Nogues & Baker (2000) نيز كاهش Fv/Fm در طول خشكي را به عنوان يک تنظيم فيزيولوژيک انتقال الكترون توسط فرايندهاي ساطع كنندة انرژي تهيج در گيرنده‌هاي فتوسيستم II گزارش كردند. آن‌ها هيچگونه اثر متقابل معني‌داري را بين تشعشع فرابنفش و تنش خشكي بر روابط آبي برگ و فعاليت‌هاي فتوسنتزي گياه مشاهده نكردند. همچنين هيچ تغيير معني‌داري در Fv/Fm در بين تيمارهاي UV در معرض خشكي كوتاه مدت ديده نشد، اما در بلند مدت اين نسبت كاهش يافت. Nogues et al. (1998) گزارش كردند اشعة UV شدت تنش خشكي را از طريق كاهش ميزان هدر روي آب، هدايت روزنه‌اي و سطح برگ، هم به تأخير انداخته و هم كاهش مي‌دهد.

اثر متقابل ميزان دي‌اكسيدكربن و سطوح آبياري، بر تعداد دانه در سنبله در سطح ۱٪ معني‌دار بود (جدول ۲). بيشترين تعداد دانه در سنبله در غلظت ۴۰۰ppm دي‌اكسيدكربن و بدون تنش آبي و كمترين تعداد دانه در سنبله در همين سطح از گاز دي‌اكسيدكربن و در شرايط كمبود آب بدست آمد (جدول ۶).

نتايج نشان داد كه با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن در شرايط بدون تنش آبي تعداد دانه در سنبلة گندم كاهش معني‌داري يافت. اما در شرايط كمبود آب آبياري با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن تعداد دانه در سنبلة گندم افزايش يافت، هر چند اين افزايش معني‌دار نبود. بطوري‌كه كمترين ميزان دانه در سنبله در سطح ۴۰۰ppm گاز دي‌اكسيدكربن و شرايط كمبود آب مشاهده شد (جدول۶). اين نتايج نشان دهندة وجود اثر مثبت افزايش دي‌اكسيدكربن بر كاهش خسارت خشكي بوده كه دليل آن را مي‌توان به كاهش هدايت روزنه‌اي در شرايط افزايش گاز و در نتيجه كاهش اتلاف آب برگ از طريق روزنه‌ها و افزايش كارايي مصرف آب توسط گياه مربوط دانست (Donnelly et al., 2000).

جدول ۶- مقايسة ميانگين تعداد دانه در سنبلة گندم دوروم تحت تأثير متقابل تيمارهاي دي اكسيدكربن و سطوح آبياري

دي اكسيدكربن (ppm)	آبياري	تعداد دانه در سنبله
۴۰۰	شاهد	۱۹/۱۱a
	كمبود آب	۱۲/۸۹c
۹۰۰	شاهد	۱۵/۷۸b
	كمبود آب	۱۴/۵۶bc

اعداد با حروف مشابه در ستون بر اساس آزمون دانكن ($P\leq0.05$) اختلاف معني‌داري ندارند.

اثر متقابل سه عامل كمبود آبياري، افزايش دي‌اكسيدكربن و سطوح مختلف تشعشع ماوراءبنفش بر عملكرد و ميزان پرولين برگ در سطح ۱٪ معني‌دار بود (جدول۲). بيشترين عملكرد دانه در گندم دوروم در شرايط بدون تنش آبي و سطح تشعشع فرابنفش A و غلظت ppm ۴۰۰ دي‌اكسيدكربن به ميزان ۱۵۷/۲۷ گرم در مترمربع و كمترين عملكرد دانه مربوط به سطح تشعشع ماوراءبنفش C و شرايط كمبود آب آبياري و غلظت ppm ۴۰۰ دي‌اكسيدكربن به ميزان ۳۸/۰۵ گرم در مترمربع بود (جدول ۷). در كل با افزايش شدت تشعشع از سطح A به C و كمبود آب آبياري عملكرد گندم كاهش يافت ولي تغييرات عملكرد گندم تحت تأثير دي‌اكسيد

كربن متفاوت بود. در سطوح تشعشع A، B و C و بدون تنش آبي با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن ميزان عملكرد گندم دوروم كاهش يافت ولي در شرايط كمبود آب با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن عملكرد گندم دوروم افزايش پيدا كرد (جدول ۷). با توجه به نتايج فوق مي‌توان گفت كه افزايش غلظت CO_2 در شرايط بدون تنش تنها منجر به افزايش رشد رويشي شده و رشد زايشي را كاهش مي‌دهد درحالي‌كه در شرايط تنش احتمالاً با بهبود محتواي آب نسبي برگ و كاهش هدايت روزنه‌اي عملكرد افزايش يافت.

Akbari Moghadam et al. (2002) نشان دادند كه قطع آب در مرحلة خوشه‌دهي بدليل كاهش وزن هزار دانه باعث بيشترين كاهش عملكرد دانه (۳۶ درصد پتانسيل) نسبت به مراحل ديگر شده است.

محققان با آزمايش روي گندم بهاره تحت تنش خشكي و تغييرات غلظت CO_2 دريافتند كه افزايش CO_2 سبب افزايش سرعت تجزية كلروفيل a و افزايش رشد (تا ۴۳ درصد بيوماس اندام هوايي) و عملكرد دانة گندم (تا ۴۶ درصد عملكرد دانه و تا ۱۹ درصد عملكرد ساقة اصلي) مي‌گردد. آن‌ها همچنين مشاهده نمودند كه تنش خشكي نيز باعث افزايش سرعت تجزية كلروفيل a مي‌شود اما بيوماس كل اندام هوايي را تا ۴۰%، عملكرد دانه را تا ۴۵%، بيوماس كل را تا ۳۰% و وزن هزار دانه را تا ۶% كاهش مي‌دهد (Schutz & Fangmeier, 2001). در مطالعة انجام شده، غلظت CO_2 تأثير معني‌داري روي وزن هزار دانه گندم نداشت و اثر مثبت CO_2 روي عملكرد دانة گندم بيشتر به دليل افزايش تعداد سنبله و دانه در سنبله بود تا ميزان وزن تک دانه (Fangmeier, 1996).

بيشترين مقدار پرولين در سطوح تشعشع فرابنفش B و C و شرايط كمبود آب و غلظت ppm ۴۰۰ دي‌اكسيدكربن به ترتيب برابر ۲۳/۲ و ۲۴/۴۶ ميكروگرم در گرم وزن تر برگ بود و كمترين ميزان پرولين برگ در سطوح تشعشع فرابنفش A و B و شرايط تنش آبي و غلظت ppm ۴۰۰ دي‌اكسيدكربن به ترتيب برابر ۳/۲۸ و ۳/۴۹ ميكروگرم در گرم وزن تر برگ مشاهده شد (جدول۷).

در كل با افزايش شدت تشعشع فرابنفش از سطح A به B و كاهش آب آبياري ميزان پرولين برگ گندم دوروم افزايش نشان داد. ولي مقدار پرولين تحت تأثير افزايش دي‌اكسيدكربن واكنشي متفاوت داشت بطوري‌كه با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن در كلية سطوح تشعشع ماوراءبنفش و همراه با تنش خشكي ميزان پرولين برگ كاهش يافت. اما شرايط بدون تنش آبي همراه با افزايش غلظت دي‌اكسيدكربن از ۴۰۰ به ۹۰۰ ppm ميزان پرولين را افزايش داد (جدول ۷).

جدول ۷- مقايسة ميانگين عملكرد دانه و پرولين برگ گندم دوروم تحت تأثير متقابل سطوح مختلف دي‌اكسيدكربن، اشعة ماوراءبنفش و آبياري

اشعة ماوراءبنفش	دي‌اكسيدكربن (ppm)	آبياري	عملكرد دانه (گرم در متر مربع)	پرولين (ميكروگرم درگرم وزن‌تر برگ)
UV-A	۴۰۰	شاهد	۱۵۷/۲۷a	۳/۲۸h
		كمبود آب	۶۸/۰۵ef	۱۸/۷۹b
	۹۰۰	شاهد	۱۱۸/۷۷b	۴/۹۷g
		كمبود آب	۷۷/۷۷e	۱۴/۷۹d
UV-B	۴۰۰	شاهد	۱۰۷/۸۰bc	۳/۴۹h
		كمبود آب	۵۰/۰۳g	۲۳/۱۲a
	۹۰۰	شاهد	۱۰۶/۸۸c	۷/۷۹f
		كمبود آب	۵۸/۹۳fg	۱۶/۷۶c
UV-C	۴۰۰	شاهد	۱۰۴/۴۸c	۴/۳۶gh
		كمبود آب	۳۸/۰۵h	۲۴/۴۶a
	۹۰۰	شاهد	۸۹/۴۸d	۱۲/۴۵e
		كمبود آب	۴۹/۹۳g	۱۸/۴۸b

اعداد با حروف مشابه در هر ستون بر اساس آزمون دانكن ($P\leq0.05$) اختلاف معني‌داري ندارند.

Lutts et al. (1996) چهار دليل براي افزايش تجمع پرولين در اثر تنش خشكي پيشنهاد كرده‌اند كه عبارتند از: تحريک سنتز آن از اسيد گلوتاميک، كاهش صادرات آن از طريق آوند آبكشي، جلوگيري از اكسيداسيون آن در طول تنش و تخريب و اختلال در فرآيند سنتز پروتئين‌ها. Mattioni et al. (1997) با بررسي اثرات تنش خشكي و شوري روي متابوليسم پرولين در گياهچه‌هاي گندم دوروم به اين نتيجه رسيدند كه در طي تنش‌هاي رطوبتي و شوري، فعاليت آنزيم دلتا پرولين-۵-كربوكسيليک افزايش يافته و فعاليت آنزيم پرولين دهيدروژناز كاهش مي‌يابد كه اين مسئله منجر به افزايش غلظت پرولين در گياهچه‌هاي تحت تنش مي‌شود. رابطة متقابلي بين ملكول پرولين و سطح آب گريز پروتئين‌ها برقرار شده و بعلت افزايش سطح كل آبدوست ملكول‌هاي پروتئيني، پايداري آن‌ها

افزایش مي‌یابد، به طوري‌که تجمع پرولین عاملي در جهت محافظت آنزیم‌ها معرفي شده است (Zaifnejad et al., 1997).

اعمال تنش خشکي منجر به افزایش غلظت پرولین در برگ مي‌شود و همبستگي مثبت بین SLA و غلظت پرولین نشان مي‌دهد که مکانیسم تجمع پرولین در ارقام داراي برگ نازک‌تر بیشتر روي مي‌دهد (Siosemarde et al., 2004) که با نتایج بدست آمده در این تحقیق مغایرت دارد. در این مطالعه همبستگي منفي و معني‌داري بین سطح مخصوص برگ پرچم و عملکرد و اجزاي عملکرد با میزان پرولین برگ مشاهده شد (جدول ۸).

نتایج همبستگي صفات کمي گندم دوروم تحت تأثیر افزایش دي‌اکسیدکربن، اشعة ماوراءبنفش و کمبود آبیاري نشان داد که همبستگي مثبت و معني‌داري بین عملکرد دانة گندم با اجزاء عملکرد و همچنین با سطح مخصوص و درصد کلروفیل برگ پرچم و ماکزیمم بازده کوانتومي فتوسیستم II (Fv/Fm) وجود دارد اما عملکرد و اجزاء عملکرد با میزان پرولین برگ همبستگي منفي و معني‌داري را نشان دادند (جدول ۸).

در کل مي‌توان چنین نتیجه گرفت که رویداد سه تنش عمدة محیطي در آینده با کاهش تولید کلروفیل و سطح ویژة برگ و کاهش حفاظت گیاه در برابر اثرات منفي این تنش‌ها منجر به کاهش عملکرد و اجزاء عملکرد رقم گندم مورد بررسي خواهد شد. همچنین در آینده با تغییر محیط زیست جهاني افزایش گازهاي گلخانه‌اي و تشعشع ماوراءبنفش با کاهش عملکرد گندم که از مهمترین محصولات غذایي جهان مي‌باشد و با گسترش جهاني شدن در کشورهاي صنعتي و در حال توسعه امنیت غذایي بشر در آینده‌اي نزدیک به خطر خواهد افتاد.

جدول ۸- همبستگي صفات کمي گندم دوروم تحت تأثیر افزایش دي‌اکسیدکربن، اشعة ماوراءبنفش و کمبود آبیاري

صفات مورد بررسي	سطح ویژة برگ پرچم	محتواي نسبي آب	درصد کلروفیل	Fv/Fm	تعداد سنبله در متر مربع	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه	عملکرد دانه
محتواي نسبي آب	۰/۵۸*							
درصد کلروفیل	۰/۵۳ns	۰/۸۹**						
Fv/Fm	۰/۵۲ns	۰/۸۳**	۰/۹۷**					
تعداد سنبله در متر مربع	۰/۴۵ns	-۰/۰۲ns	۰/۰۷ns	۰/۰۶ns				
تعداد دانه در سنبله	۰/۶۴*	۰/۶۰*	۰/۶۵*	۰/۶۰*	۰/۵۳ns			
وزن هزار دانه	۰/۷۲**	۰/۵۷ns	۰/۷۶**	۰/۸۱**	۰/۵۲ns	۰/۶۸*		
عملکرد دانه	۰/۸۳**	۰/۴۸ns	۰/۶۱*	۰/۶۳*	۰/۵۸*	۰/۷۴**	۰/۸۷**	
پرولین	-۰/۷۲**	۰/۳۳ns	-۰/۴۷ns	-۰/۵۰ns	-۰/۷۸**	-۰/۸۰**	-۰/۸۲**	-۰/۹۲**

ns ، * و ** به ترتیب عدم اختلاف معني‌دار، معني‌دار در سطح احتمال ۵% و ۱%.

REFERENCES

1. Agrawal, S. B. (1992). Effects of supplemental UV-B radiation on photosynthetic pigment, protein and glutathione content in green algae. *Environmental and Experimental Botany*, 32, 137-143.
2. Ainaworth, E. A., Rogers, A., Nelson, R. & Long, S. (2004). Testing the source-sink hypothesis of down-regulation of photosynthesis in elevated CO_2 in the field with single gene substitutions in Glycine max. *Agricultural and Forest Meteorology*, 122, 85-94.
3. Akbari Moghadam, H., Etesam, Gh., Kuhkan, Sh., Rostami, H. & Keykha, Gh. (2002). Study the effect of water stress in different growth stages on wheat varieties yield. In: Proceedings of *the 7th Iranian Agronomy and Plant Breeding Sciences Congress*. Karaj. 735. p: 543. (In Farsi).
4. Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S. & Karanov, E. (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant Cell and Environment*, 24, 1337-1344.
5. Arraus, S. L., Amaro, T., Voltas, J., Nakkoal, H. & Nachit, M. M. (1998). Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in drum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crop Research*, 55(3), 202-223.
6. Ashraf, M. Y., Azmi, A. R., Khan, A. H. & Ala, S. A. (1994). Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat. *Acta Physiologiae Plantarum*, 16 (3), 185-191.
7. Balakumar, T., Vincent, V. H. B. & Paliwal, K. (1993). On the interaction of UV-B radiation (280–315 nm) with water-stress in crop plants. *Physiology Plant*, 87, 217–222.

8. Ballare, C. L., Barnes, P. W. & Flint, S. D. (1995). Inhibition of hypocotyls elongation by ultraviolet-B radiation in de-etiolating tomato seedlings. I. the photoreceptor. physiology. *Plant*, 93, 584-592.
9. Bates, I. S., Waldern, R. P. & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
10. Castrillo, M. & Turujillo, I. (1994). Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activity and chlorophyll and protein contents in two cultivares of French bean plants under water stress and rewatering. *Photosynthetica*, 30, 175-181.
11. Correia, C. M., Pereira, J. M., Bjorn, L. O. & Torres-Pereira, J. M. G. (2005). Ultraviolet radiation and nitrogen affect the photosynthesis of maize. *European Journal of Agronomy*, 22, 337-347.
12. Donnelly, A., Jones, M. B., Burke, J. I. & Schnieders, B. (2000). Elevated CO_2 provides protection from O_3 induced photosynthetic damage and chlorophyll loss in flag leaves of spring wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 80, 159-168.
13. Fangmeier, A. (1996). Effects of elevated CO_2, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat. I. Growth and yield. *Environmental Pollution*, 91, 381-390.
14. Hopkins, L., Bond, M. A. & Tobin, A. K. (2002). Effects of ultraviolet radiation on cell division and leave growth. *Plant Cell and Environment*, 25, 617.
15. Krizek, D. T., Brita, S. J. & Miewcki, R. M. (1998). Inhibitory effects of ambient level of solar UV-A and UV-B on growth of cv. New Red Fire lettuce. *Plant Physiology*, 103, 1-7.
16. Lutts, S. J., Kint, M. & Bouharmont, J. (1996). Effect of various salts and Mannitol on ion and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice callus cultures. *Journal of Plant Physiology*, 149, 186-195.
17. Majumdar, S., Ghosh, S., Glick, B. R. & Dumbroff, E. B. (1991). Activities of chlorophyllase phosphoenol pyruvate carboxylase and ribulose-1, 5-bisphosphatase carboxylase in the primary leaves of soybean during senescence and drought. *Plant Physiology*, 81, 473-480.
18. Mattioni, C., Lacerenza, N. G., Troccoli, A., De Leonardis, A. M. & Difonzo, N. (1997). Water and salt stress induced alterations in proline metabolism of *Triticum drum* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 101, 787-792.
19. Nasibi, F., Kalantari, Kh. M. & Rashidi Ravari, M. (2003). Study the physiological and morphological differences in some growth parameters causes of UV (A, B, C) in Canola. *Journal of Pajuhesh and Sazandegi in Agronomy and Horticulture*, 60, 97-103. (In Farsi).
20. Nogues, S. & Baker, N. R. (2000). Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *Journal of Experimental Botany*, 348, 1309-1317.
21. Nogues, S., Allen, D. J. & Baker, N. R. (1998). Ultraviolet radiation effects on water relation, leaf development and photosynthesis in droughted pea plants. *Plant Physiology*, 117, 173-181.
22. Ormord, D. P. & Hale, B. A. (2000). *Physiological responses of plants and crops to ultraviolet-B radiation stress. Air Pollution*. John Wiley and Sons. INC. pp. 761-770
23. Pessarkli, M. (1999). *Hand book of plant and crop stress*. Marcel Dekker inc. 697 page.
24. Petropoulou, Y., Kyparissis, A., Kikolopoulos, D. & Manetas, Y. (1995). Enhanced UV-B radiation alleviates the adverse effects of summer drought in two Mediterranean pines under field conditions. *Plant Physiology*, 94, 37–44.
25. Reeves, T. G., Rajaram, S., Ginkel, M. V., Trethoman, R., Braun. H. J. & Cassaday, K. (1999). New wheat for a secure, sustainable future. Mexico. D. F., CIMMYT.
26. Ritchie, S. W., Nguyen, H. T. & Haloday, A. S. (1990). Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Science*, 30, 105-111.
27. Rogers, H. H., Runion, G. B., Krupa, S. V. & Prior, S. A. (1997). Plant response to atmospheric CO_2 enrichment. In: Allen, J. R. (eds.), *Advances in carbon dioxide effects research*. ASA Special Publication no. 61. ASA. CSSA. Madison. WI. pp. 1-34.
28. SAS Institute Inc. (1997). *SAS/STAT user's guide*, version 6, 4th ed. SAS Institute., Cary, NC, USA.
29. Schutz, M. & Fangmeier, A. (2001). Growth and yield responses of spring wheat to elevated CO_2 and water limitation. *Environmental Pollution*, 114, 187-194.
30. Shao, H. B., Liang, Z. S., Shao, M. A. & Sun, Q. (2005). Dynamic changes of anti-oxidative enzymes of 10 wheat genotypes at soil water deficits. *Colloids and Surfaces B*, 42, 187-195.
31. Siosemarde, A., Ahmadi, A., Pustini, K. & Ebrahimzadeh, H. (2004). Stomatal and non-stomatal factors controlled photosynthesis and their connection with drought resistant in wheat cultivars. *Journal of Iranian Agricultural Sciences*, 35 (1), 93-106. (In Farsi).
32. Skriver, K. & Munduy, J. (1990). Gene expression in response to absicisic acid and osmotic stress. *Plant Cell*, 2, 503-512.
33. Smith, J. L., Burritt, D. J. & Bannister, P. (2000). Shoot dry weight, chlorophyll and UVB absorbing compounds as indicators of a plant's sensitivity to UVB radiation. *Annals of Botany*, 86, 1057-1063.

34. Steel, R. G. D. & Torrie, J. H. (1998). *Principles and procedures of statistics: a biometric approach*. Ed's R.G. Summerfield, A.H. Banting pp. 17-36.
35. Sullivan, J. H. (1997). Effects of increasing UV-B radiation and atmospheric CO_2 on photosynthesis and growth: implications for terrestrial ecosystems. *Plant Ecolology*, 128, 194-206.
36. Teramura, A. H., Sullivan, J. H. & Ziska, L. H. (1990). Interaction of elevated ultraviolet-B radiation and CO_2 on productivity and photosynthetic characteristics in rice, wheat and soybean. *Plant Physiology*, 94, 470-475.
37. Teulat, B., Monneveux, P., Werg, J., Borriers, C., Souyrus, I., Charri, A. & This, D. (1997). Relationships between relative water content and growth parameters and water stress in barley, a QTL study. *New Phytology*, 137, 99-107.
38. Tosserams, M., Visser, A., Groen, M., Kalis, G, Magendans, E. & Rozema, J. (2001). Combined effects of CO_2 concentration and enhanced UV-B radiation on faba bean. *Plant Ecology*, 154, 197-210.
39. Zaifnejad, M., Clark, R. B. & Sullivan, C. Y. (1997). Aluminum and water stress effects on growth and praline of sorghum. *Journal of Plant Physiology*, 150, 338-344
40. Zhang, J. & Kirkham, M. B. (1996). Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings. *New Phytology*, 132, 361-370.
41. Ziska, L. H. & Teramura, A. H. (1992). CO_2 enhancement of growth and photosynthesis in rice: Modification by increased ultraviolet-B radiation. *Plant Physiology*, 99, 473-481.